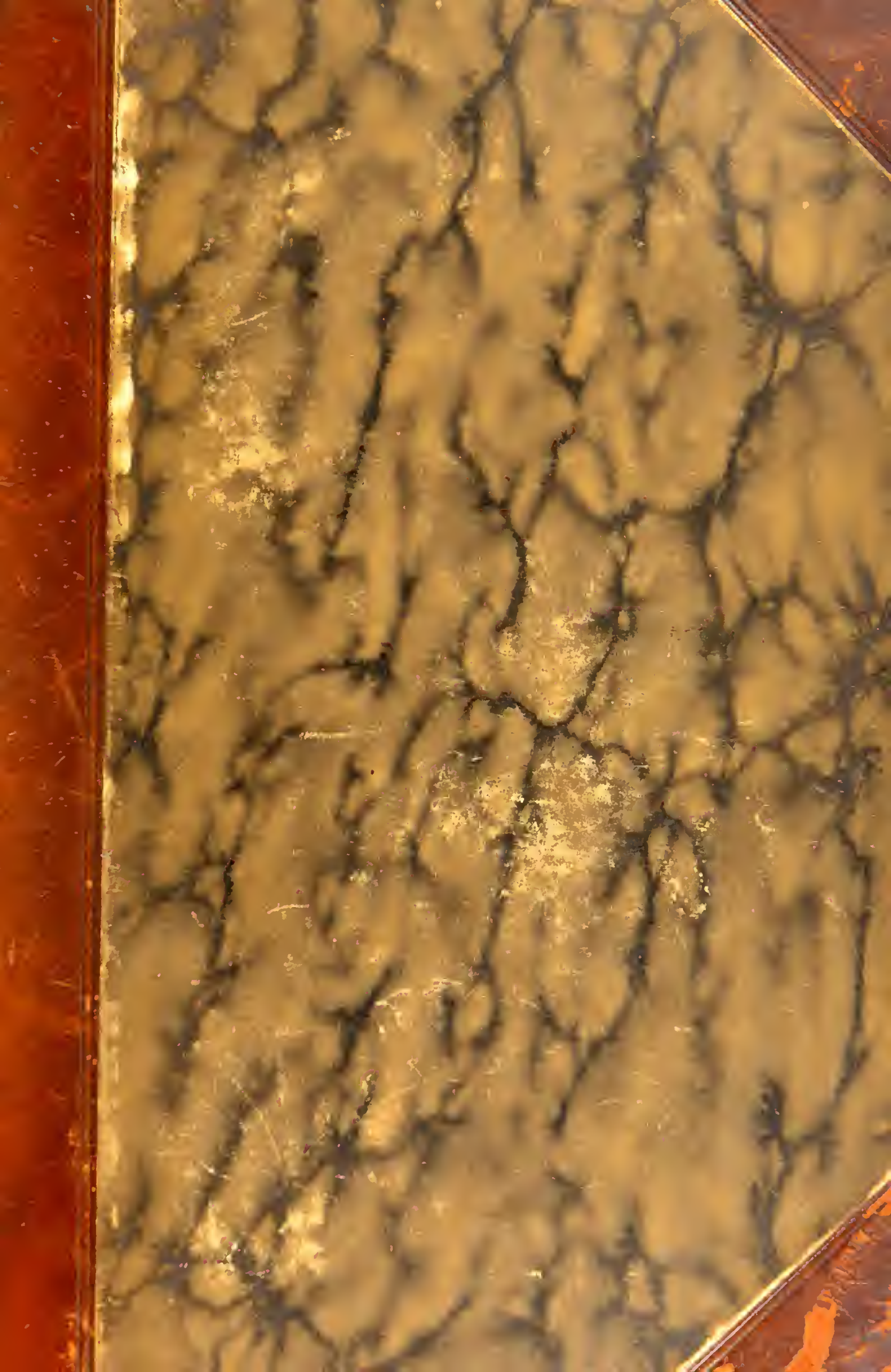
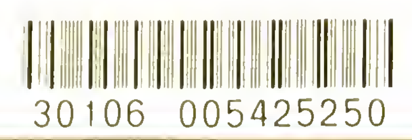




GRUNDZÜGE

DER

PHYSIOLOGISCHEN PSYCHOLOGIE

ERSTER BAND

GRUNDZÜGE

DER

PHYSIOLOGISCHEN PSYCHOLOGIE

1.1913.

VON

S. C.

WILHELM WUNDT

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU LEIPZIG

SECHSTE, UMGEARBEITETE AUFLAGE

ERSTER BAND

MIT 161 FIGUREN IM TEXT SOWIE SACH- UND NAMENREGISTER

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1908

Vorwort zur ersten Auflage.

Das Werk, das ich hiermit der Öffentlichkeit übergebe, versucht ein neues Gebiet der Wissenschaft abzugrenzen. Wohl bin ich mir bewußt, daß dieses Unternehmen vor allem dem Zweifel begegnen kann, ob jetzt schon die Zeit für dasselbe gekommen sei. Stehen doch teilweise sogar die anatomisch-physiologischen Grundlagen der hier bearbeiteten Disziplin durchaus nicht sicher, und vollends die experimentelle Behandlung psychologischer Fragen ist noch ganz und gar in ihren Anfängen begriffen. Aber die Orientierung über den Tatbestand einer im Entstehen begriffenen Wissenschaft ist ja bekanntlich das beste Mittel, die noch vorhandenen Lücken zu entdecken. Je unvollkommener in dieser Beziehung ein erster Versuch wie der gegenwärtige sein muß, um so mehr wird er zu seiner Verbesserung herausfordern. Außerdem ist gerade auf diesem Gebiete die Lösung mancher Probleme wesentlich an den Zusammenhang derselben mit andern, oft scheinbar entlegenen Tatsachen gebunden, so daß erst ein weiterer Überblick den richtigen Weg finden läßt.

In vielen Teilen dieses Werkes hat der Verfasser eigene Untersuchungen benutzt, in den übrigen hat er sich wenigstens ein eigenes Urteil zu verschaffen gesucht. So stützt sich der im ersten Abschnitt gegebene Abriß der Gehirnanatomie auf eine aus vielfältiger Zergliederung menschlicher und tierischer Gehirne gewonnene Anschauung der Formverhältnisse. Für einen Teil des hierzu benutzten Materials sowie für manche Belehrung auf diesem schwierigen Gebiete bin ich dem vormaligen Direktor des Heidelberger anatomischen Museums, Professor Fr. Arnold, zu Dank verpflichtet. Die mikroskopische Erforschung des Gehirnbaus fordert freilich ihren eigenen Mann, und mußte ich mich hier darauf beschränken, die Angaben der verschiedenen Autoren untereinander und mit den Resultaten der gröberen Gehirnanatomie zu vergleichen. Ich muß es den

Sachverständigen überlassen zu entscheiden, ob das auf dieser Grundlage im vierten Kapitel gezeichnete Bild der zentralen Leitungsbahnen wenigstens in seinen Hauptzügen richtig ist. Daß im einzelnen noch mannigfache Ergänzungen und Berichtigungen desselben erforderlich sind, ist mir wohl bewußt. Doch dürfte eine gewisse Bürgschaft immerhin darin liegen, daß die funktionellen Störungen, die der physiologische Versuch bei den Abtragungen und Durchschneidungen der verschiedenen Zentralteile ergibt, mit jenem anatomischen Bilde leicht in Einklang zu bringen sind, wie ich im fünften Kapitel zu zeigen versuchte. Die meisten der hier dargestellten Erscheinungen hatte ich in eigenen Versuchen zu beobachten häufige Gelegenheit. Im sechsten Kapitel sind die Resultate meiner »Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervenzentren«, so weit sich dieselben auf die psychologisch wichtige Frage nach der Natur der in den Nervenelementen wirksamen Kräfte beziehen, zusammengefaßt[1].

Der zweite und dritte Abschnitt behandeln ein Gebiet, das den Verfasser selbst vor langer Zeit zuerst zu psychologischen Studien führte. Als er im Jahre 1858 seine »Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung« auszuarbeiten begann, waren unter den deutschen Physiologen nativistische Ansichten noch in fast unbestrittener Geltung. Jene Schrift war wesentlich aus der Absicht entsprungen, die Unzulänglichkeit der bisherigen Hypothesen über die Entstehung der räumlichen Tast- und Gesichtsvorstellungen nachzuweisen und physiologische Grundlagen einer psychologischen Theorie aufzufinden. Seitdem haben die dort vertretenen Ansichten auch unter den Physiologen allgemeineren Eingang gefunden, meistens allerdings in einer Form, die vor einer strengen Kritik nicht standhalten dürfte. Der Verfasser hofft, es möchte ihm in dem vorliegenden Werke gelungen sein, das Ungenügende des neueren physiologischen Empirismus ebenso wie die relative Berechtigung des Nativismus und die Notwendigkeit, mit der beide Anschauungen auf eine tiefer gehende psychologische Theorie hinweisen, darzutun. Die Hypothese von den spezifischen Sinnesenergien, die eigentlich einen Rest des älteren Nativismus darstellt, kann, wie ich glaube, trotz der bequemen Erklärung mancher Tatsachen, die sie zuläßt, nicht mehr gehalten werden. Meine Kritik wird hier voraussichtlich noch auf manchen Widerspruch stoßen. Wer aber den ganzen Zusammenhang ins Auge faßt, wird sich der Triftigkeit der Einwände kaum entziehen.

---

[1] [Das vierte und fünfte Kapitel der vorangegangenen Auflagen bilden das fünfte und sechste der gegenwärtigen Auflage. Das frühere sechste ist zum dritten Kapitel geworden. Anm. zur 5. Aufl.]

Die Untersuchungen des vierten[1] Abschnitts, namentlich die Versuche über den Eintritt und Verlauf der durch äußere Eindrücke erweckten Sinnesvorstellungen, haben den Verfasser seit vierzehn Jahren, freilich mit vielen durch andere Arbeiten und durch die Beschaffung der notwendigen Apparate verursachten Unterbrechungen, beschäftigt. Die ersten Resultate sind schon im Jahre 1861 der Naturforscherversammlung in Speyer vorgetragen worden. Seitdem sind noch von anderer Seite mehrere beachtenswerte Abhandlungen über den gleichen Gegenstand erschienen. An einer Verwertung der gewonnenen Tatsachen für die Theorie des Bewußtseins und der Aufmerksamkeit hat es aber bis jetzt gefehlt. Möchte es mir gelungen sein, diesem wichtigen Zweige der physiologischen Psychologie wenigstens einen vorläufigen Abschluß gegeben zu haben.

Schließlich kann ich nicht umhin, den polemischen Ausführungen gegen HERBART hier die Bitte beizufügen, daß man nach denselben zugleich die Bedeutung bemessen möge, die ich den psychologischen Arbeiten dieses Philosophen beilege, dem ich nächst KANT in der Ausbildung eigener philosophischer Ansichten am meisten verdanke. Ebenso brauche ich mit Rücksicht auf die in einem der letzten Kapitel enthaltene Bekämpfung von DARWINs Theorie der Ausdrucksbewegungen kaum erst zu betonen, wie sehr auch das gegenwärtige Werk von den allgemeinen Anschauungen durchdrungen ist, welche durch DARWIN ein unverlierbarer Besitz der Naturforschung geworden sind.

---

[1] [Jetzt fünften.]

Heidelberg, im März 1874.

Vorwort zur fünften Auflage.

Als dieses Buch vor nun bald achtundzwanzig Jahren zum ersten Mal in die Welt trat, war die Lage der Wissenschaft, der es eine Stätte zu bereiten suchte, eine wesentlich andere als heute. Damals stand FECHNERs »Psychophysik« als das einzige Werk da, in welchem ein erfolgreicher Versuch gemacht war, philosophische Probleme, die in letzter Instanz doch als psychologische gelten durften, mit der Leuchte exakter Methodik zu durchdringen. Im übrigen sah sich aber das Unternehmen einer »experimentellen Psychologie« zumeist noch auf Anleihen bei anderen Gebieten, namentlich bei der Sinnes- und Nervenphysiologie, angewiesen. Heute ist im Gegensatze hierzu die Fülle des Stoffs, die einer solchen Darstellung von allen Seiten, aus den eigenen Arbeitsräumen des psychologischen Experimentes wie aus benachbarten oder sonst mit den psychologischen Problemen in Berührung tretenden Gebieten zuströmt, beinahe schon unabsehbar geworden. Begegnete damals derjenige, der in psychologischen Fragen überhaupt exakte Hilfsmittel anwenden wollte, noch aller Orten, bei Philosophen wie bei Naturforschern, dem Zweifel an dem Existenzrecht seiner Bemühungen, so ist das gegenwärtig kaum mehr zu befürchten. Dafür haben sich in der Psychologie selbst stark divergierende Richtungen ausgebildet, hinter denen sich zum Teil tiefgehende prinzipielle Gegensätze über Aufgaben und Ziele unserer Wissenschaft und über die in ihr einzuschlagenden Wege verbergen.

Der Verfasser des vorliegenden Werkes hat diesen Wandel der Zeiten bei dem Streben, die neuen Bearbeitungen den geänderten Verhältnissen anzupassen, von Auflage zu Auflage als eine zunehmende Schwierigkeit empfunden. Als sich das Bedürfnis dieser fünften Auflage geltend machte, da lag ihm daher der Entschluß nicht allzu fern, für sich mit diesem Werke abzuschließen und es in der ihn selbst keineswegs mehr befriedigenden Verfassung zu lassen, die es nun einmal angenommen hatte. Diesem

in mancher Beziehung verlockenden Vorhaben stellte sich jedoch ein Hindernis in den Weg. So manche Ausführungen der früheren Arbeit konnte ich nicht mehr als den adäquaten Ausdruck meiner heutigen Überzeugungen ansehen, da ich denn doch in dem Vorwärtsstreben unserer jungen Wissenschaft der letzte sein möchte, der nicht, so weit er kann, aus neuen Erfahrungen zu lernen und an ihnen seine Anschauungen weiterzubilden versuchte. So entschloß ich mich denn, das Werk wenigstens in einen Zustand zu bringen, der diese Differenzen so viel als möglich ausgleiche. Bald zeigte es sich aber, daß dieser Plan nicht ausführbar sei, wenn nicht wiederum ein Ergebnis zustande kommen sollte, das wahrscheinlich Autor wie Leser wenig befriedigt hätte. So ist denn fast unversehens dies Buch beinahe ein neues geworden. Mein Hauptziel bei dieser gründlichen Umarbeitung war aber nicht sowohl dies, eine vollständige Übersicht über die gesamte weitverzweigte Literatur des Gebietes zu geben — dazu ist in den zahlreichen Zeitschriften, über die gegenwärtig die experimentelle Psychologie verfügt, für jedermann leicht Gelegenheit geboten — als vielmehr die Erfahrungen und Anschauungen, die ich unter der hilfreichen Mitarbeit so mancher im Lauf der Jahre im Leipziger psychologischen Laboratorium tätiger jüngerer Kräfte gewonnen hatte, vollständiger und, wo es nützlich schien, mit eingehenderer Begründung als in den früheren Auflagen vorzuführen. Nicht der Kompilation, sondern der Darstellung eigener Erfahrungen und Überzeugungen, natürlich überall unter dankbarer Benutzung dessen was sich fremden Arbeiten entnehmen ließ, will daher in erster Linie das Werk in seiner gegenwärtigen Gestalt dienen.

Obgleich der Text wo es anging, namentlich durch Hinweglassung mancher Auseinandersetzungen mit philosophischen oder älteren psychologischen Meinungen und Theorien, die heute als abgetan gelten dürfen, so viel als möglich gekürzt wurde, so hat doch der veränderte Plan des Werkes auch eine Erweiterung des äußeren Umfangs herbeigeführt. Die zwei Bände der früheren Auflagen sind nun zu drei Bänden geworden. Davon wird der zweite den Schluß der Lehre von den psychischen Elementen und die Theorie der Vorstellungen enthalten, während dem dritten die Abschnitte über die Gemütsbewegungen und Willenshandlungen, über den Zusammenhang der psychischen Vorgänge und das philosophische Schlußkapitel überlassen bleiben. Die Ausarbeitung eines dem letzten Bande beizugebenden Sach- und Namenregisters hat Herr Privatdozent Dr. W. Wirth übernommen, der mich auch in dankenswerter Weise bei der Revision des Satzes unterstützt hat.

Leipzig, im Februar 1902.



Vorwort zur sechsten Auflage.

Die Umarbeitungen der sechsten Auflage dieses Werkes sind gegenüber denen der fünften weniger eingreifend gewesen. Nur das letzte Kapitel, das bei dieser verhältnismäßig wenig verändert worden war, ist diesmal einer gründlichen Neubearbeitung unterzogen worden, bei der ich bemüht war, die für die psychische Größenmessung bestimmenden psychologischen Gesichtspunkte klarer zu entwickeln und dementsprechend die Ausführungen über die psychischen Maßmethoden einer Revision zu unterwerfen. Außerdem wurde der Text in allen Teilen noch einmal sorgfältig durchgegangen, wo es nötig schien berichtigt und mit Rücksicht auf die seitdem erschienenen wichtigeren neuen Arbeiten ergänzt. Für seine tätige Beihilfe bei der Korrektur und für die Ausarbeitung des Registers zu diesem Bande bin ich Herrn Dr. OTTO KLEMM, Assistenten am Psychologischen Institut, zu besonderem Danke verpflichtet.

Leipzig, im Februar 1908.

W. Wundt.

Inhalt des ersten Bandes.

Zweiter Abschnitt.

Von den Elementen des Seelenlebens.

Druckfehlerberichtigung.

Seite 41 Zeile 15 von oben lies bedenklich statt unbedenklich.
» 162 Fig. 46 A lies gracilis statt racilisg.
» 162 » 46 B » Nucl. statt uNcl.
» 432 Zeile 6 von oben lies Lumbriciden statt Lumbricinen.
» 534 Überschrift lies bei statt der physikalischen und psychologischen Maßbestimmungen.
» 596 Anm. 2 lies: AUBERT statt: KUBERT.

Einleitung.

1. Aufgabe der physiologischen Psychologie.

Das vorliegende Werk gibt durch seinen Titel zu erkennen, daß es den Versuch macht, zwei Wissenschaften in Verbindung zu bringen, die, obgleich ihre Gegenstände innig zusammenhängen, doch zumeist völlig abweichende Wege gewandelt sind. Physiologie und Psychologie teilen sich in die Betrachtung der allgemeinen und insonderheit der *menschlichen Lebenserscheinungen*. Die Physiologie erforscht unter diesen Erscheinungen diejenigen, die uns in der Sinneswahrnehmung als körperliche Lebensvorgänge gegeben sind und als solche einen Bestandteil der gesamten uns umgebenden Außenwelt ausmachen. Die Psychologie dagegen sucht über den Zusammenhang jener Erscheinungen Rechenschaft zu geben, die unser eigenes Bewußtsein uns darbietet, oder die wir aus den Lebensäußerungen anderer Wesen erschließen, die auf ein dem unsern ähnliches Bewußtsein zurückweisen.

Nun ist diese Scheidung physischer und psychischer Lebensvorgänge zwar für die Lösung der wissenschaftlichen Aufgaben nützlich und sogar notwendig; an sich aber ist das Leben eines organischen Wesens ein einheitlicher Zusammenhang von Prozessen. Das körperliche Leben und die Bewußtseinsvorgänge sind darum ebensowenig voneinander zu trennen, wie die äußere, durch unsere Sinneswahrnehmung vermittelte Erfahrung dem was wir unsere »innere Erfahrung« nennen, unseren Bewußtseinserlebnissen als ein völlig gesonderter Tatbestand gegenübergestellt werden kann. Vielmehr, wie dasselbe Objekt, z. B. ein von mir wahrgenommener Baum, einerseits als äußerer Gegenstand der naturwissenschaftlichen, und anderseits als ein Bewußtseinsinhalt der psychologischen Untersuchung zufällt, so stehen auch viele der physischen Lebenserscheinungen mit Bewußtseinsvorgängen, und stehen umgekehrt diese mit jenen in fortwährender Verbindung. So beziehen wir bekanntlich viele

unserer körperlichen Bewegungen unmittelbar auf Willensprozesse, die wir als solche nur in unserem Bewußtsein beobachten können; und umgekehrt beziehen wir die in diesem entstehenden Vorstellungen der Außendinge teils direkt auf Affektionen der Sinnesorgane, teils, bei den Erinnerungsvorstellungen, auf physiologische Erregungen der Sinneszentren, die als Nachwirkungen früherer Sinneseindrücke gedeutet werden.

Hieraus ergibt sich klar, daß Physiologie und Psychologie, trotz der im allgemeinen unzweideutigen Sonderung ihrer wissenschaftlichen Aufgaben, vielfach aufeinander angewiesen sind, da die Psychologie ebenso den Beziehungen nachzugehen hat, die zwischen den Bewußtseinsvorgängen und den physischen Lebenserscheinungen bestehen, wie die Physiologie die Bewußtseinsinhalte berücksichtigen muß, in denen sich uns physische Lebensäußerungen verraten. In der Tat findet im letzteren Fall diese Wechselbeziehung der Gebiete deutlich darin ihren Ausdruck, daß die Physiologie das meiste, was sie über die Vorgänge in den Sinnesorganen und im Gehirn ermitteln oder erschließen konnte, auf bestimmte psychische Symptome gegründet hat. Ist in dieser Beziehung die Psychologie längst tatsächlich oder stillschweigend als eine unentbehrliche Hilfswissenschaft der Physiologie anerkannt, so glaubte nun allerdings im Gegensatze hierzu jene meist der Rücksichtnahme auf diese entraten und mit der unmittelbaren Auffassung der Bewußtseinsvorgänge selbst auskommen zu können. Indem sich die folgende Darstellung den Namen einer »physiologischen Psychologie« beilegt, will sie damit andeuten, daß sie in dieser Beziehung von allen solchen die Psychologie entweder auf die bloße Selbstbeobachtung oder auf philosophische Voraussetzungen stützenden Behandlungsweisen abweicht. Sie will, wo es immer erforderlich scheint, die Physiologie ebenso als eine Hilfsdisziplin der Psychologie verwerten, wie die Physiologie ihrerseits niemals der Berücksichtigung von Tatsachen, die an sich der Psychologie zugehören, entraten konnte, wenn auch vielfach diese Benutzung darunter leiden mußte, daß sie bei der überlieferten empirischen oder metaphysischen Psychologie nur eine mangelhafte Hilfe fand.

Die physiologische Psychologie ist demnach in erster Linie *Psychologie*, und sie stellt sich, so gut wie jede andere Darstellungsweise dieser Wissenschaft, vor allem die Aufgabe, *die Bewußtseinsvorgänge in ihrem eigenen Zusammenhang zu untersuchen*. Sie ist weder ein Teilgebiet der Physiologie, noch will sie, wie man mißverständlich behauptet hat, die psychischen aus den physischen Lebenserscheinungen ableiten oder erklären. In dem Namen liegt diese Tendenz ebensowenig, wie etwa in dem Titel einer »mikroskopischen Anatomie« die Absicht ausgedrückt zu werden pflegt, die Anatomie zu einer Erläuterung der

Leistungen des Mikroskops zu verwerten. Demnach soll in dem vorliegenden Werke jener Begriff lediglich in dem Sinne angewandt werden, daß dasselbe von den Hilfsmitteln, die gegenwärtig die Physiologie der Analyse der Bewußtseinsvorgänge zur Verfügung stellt, in doppelter Weise Gebrauch macht.

Erstens ist die Physiologie nach der Natur ihrer Aufgaben früher, als die bis in die neueste Zeit in der Dienstbarkeit der Philosophie verbliebene psychologische Forschung, zur Anwendung exakter experimenteller Methoden fortgeschritten. Da nun aber die experimentelle Beeinflussung der Lebensvorgänge, deren sich die Physiologie bedient, vielfach unmittelbar oder mittelbar auch die Bewußtseinsvorgänge verändert, die ja zu diesen Lebensvorgängen gehören, so ist hier die Physiologie ebenso dazu berufen, der Psychologie als methodische Hilfsdisziplin zu dienen, wie ihr selbst die Physik als solche gedient hat. Insofern sich die physiologische Psychologie in der Ausbildung experimenteller Methoden an die Physiologie anlehnt, ist sie experimentelle Psychologie, ein Ausdruck, in welchem zugleich angedeutet ist, daß diese Verwertung physiologischer Experimentalmethoden keineswegs überall in einer unveränderten Übertragung besteht, sondern ebensosehr eine selbständige, durch den spezifisch psychologischen Zweck geforderte Umwandlung und zum Teil Neubildung experimenteller Verfahrungsweisen n sich schließt, wie eine solche in der Physiologie bei der Benutzung physikalischer Methoden eingetreten ist.

Zweitens setzt sich für uns, wie schon oben bemerkt, der weitere Begriff des Lebens aus physischen Lebensvorgängen und aus Bewußtseinsvorgängen zusammen. Infolgedessen erhebt sich überall da, wo gewisse Lebenserscheinungen eine physische und eine psychische Seite darbieten, naturgemäß die Frage nach den Beziehungen, in denen beide zueinander stehen. Daraus entspringt aber eine Reihe von Aufgaben, die zwar von der Physiologie wie von der Psychologie gelegentlich gestreift werden, jedoch in keiner dieser Wissenschaften, eben wegen der Arbeitsteilung, an der sie prinzipiell festhalten, zu einer gründlichen Erledigung gelangen können. Auch die experimentelle Psychologie verhält sich in dieser Beziehung nicht anders, da sie sich nur durch ihre Methoden, nicht nach ihren sonstigen Aufgaben von andern psychologischen Bearbeitungen scheidet. Insofern dagegen die physiologische Psychologie auf eine solche Untersuchung der Beziehungen zwischen den physischen und den psychischen Lebensvorgängen ausgeht, läßt sich auf diese zweite Aufgabe der von FECHNER geprägte Ausdruck einer Psychophysik anwenden [1]. Sobald nun zugleich bei diesem Ausdruck von allen metaphy-

[1] FECHNER, Elemente der Psychophysik. 1860. I. S. 8. Wenn FECHNER an dieser

sischen Voraussetzungen über das Verhältnis von Leib und Seele abgesehen und darunter lediglich eine Untersuchung der empirisch nachweisbaren Beziehungen zwischen der psychischen und der physischen Seite der Lebensvorgänge verstanden wird, so ist damit von selbst gegeben, daß eine solche Psychophysik nicht, wie man zuweilen angenommen hat, ein Zwischengebiet zwischen Physiologie und Psychologie, sondern ein Hilfsgebiet beider, insbesondere der Psychologie ist, weil die Beziehungen, die zwischen bestimmten Verhältnissen der physischen Organisation und den Bewußtseinsvorgängen bestehen, in erster Linie für die Psychologie von Interesse sind. Demnach ist diese psychophysische Aufgabe ihrem letzten Zweck nach wieder eine psychologische; sie ist dagegen in ihrer Ausführung eine überwiegend physiologische, indem sie darauf ausgeht, die von der Anatomie und Physiologie geführte Untersuchung der körperlichen Substrate der Bewußtseinsvorgänge mit Rücksicht auf ihre Beziehung zu dem psychischen Leben einer näheren Prüfung zu unterwerfen.

Unter den beiden Aufgaben, die auf solche Weise in dem Namen der physiologischen Psychologie angedeutet sind, der methodologischen, die auf die Benutzung des Experimentes, und der ergänzenden, die auf die körperlichen Grundlagen des Seelenlebens hinweist, ist für die Psychologie selbst die erste die wesentlichere, während die zweite hauptsächlich für die philosophische Frage nach dem allgemeinen Zusammenhang der Lebensvorgänge einen Wert hat. Als experimentelle Wissenschaft erstrebt aber die physiologische Psychologie eine Reform der psychologischen Forschung, die der Umwälzung, welche die Einführung des Experimentes in dem naturwissenschaftlichen Denken verursachte, an Bedeutung nicht nachsteht, ja in einer Beziehung ihr vielleicht überlegen ist: insofern nämlich, als auf naturwissenschaftlichem Gebiet unter günstigen Bedingungen auch ohne Experiment eine exakte Beobachtung möglich, auf psychologischem aber eine solche ausgeschlossen ist. Denn die sogenannte »reine Selbstbeobachtung« kann nur unter wesentlichen Einschränkungen als Beobachtung bezeichnet werden, und auf

---

Stelle die Psychophysik als eine »exakte Lehre von den funktionellen oder Abhängigkeitsbeziehungen zwischen Körper und Seele, allgemeiner zwischen körperlicher und geistiger, physischer und psychischer Welt« definiert und demnach auch in seinem Werke hauptsächlich darauf ausgeht, die Gesetze festzustellen, die die Wechselwirkung zwischen dem Körperlichen und dem Seelischen beherrschen, so liegt dem allerdings eigentlich die metaphysische Voraussetzung einer substantiellen Verschiedenheit beider zugrunde, ohne die ein solches Zwischengebiet mit ihm eigentümlichen Gesetzen nicht wohl denkbar ist. Prinzipiell leugnete aber FECHNER selbst diese substantielle Verschiedenheit, und er hätte daher streng genommen gegen eine rein empirische Fassung der psychophysischen Aufgabe, wie sie oben gegeben wurde, kaum etwas einwenden können. Vgl. hierzu den Schlußabschnitt.

Exaktheit kann sie überhaupt keinen Anspruch erheben. Indem dagegen das Wesen des Experimentes in der willkürlichen und, sobald es sich um die Gewinnung exakter Beziehungen handelt, in der quantitativ bestimmbaren Veränderung der Bedingungen des Geschehens besteht, wird schon bei den naturwissenschaftlichen Aufgaben die experimentelle Methode überall zu einem unentbehrlichen Hilfsmittel, wo es sich um die Analyse rasch verlaufender, vergänglicher Erscheinungen, nicht um die Beobachtung relativ konstant bleibender Objekte handelt. Nun sind aber gerade die Bewußtseinsinhalte niemals konstante Objekte, sondern Vorgänge, flüchtige Ereignisse, die fortwährend in ihrem Wechsel einander ablösen. Indem nun das psychologische Experiment äußere Bedingungen herstellt, die dahin abzielen, in einem gegebenen Augenblick einen bestimmten seelischen Vorgang herbeizuführen, und indem es zudem die Umstände so zu beherrschen gestattet, daß auch der sonstige Zustand des Bewußtseins annähernd der nämliche ist, liegt die Hauptbedeutung der experimentellen Methode hier nicht bloß darin, daß sie, ähnlich wie auf physischem Gebiete, die Bedingungen der Beobachtung willkürlich variierbar macht, sondern wesentlich zugleich darin, daß durch sie eine Beobachtung überhaupt erst zustande kommt, deren Ergebnisse dann auch für solche seelische Erscheinungen, die ihrer Natur nach eine direkte experimentelle Beeinflussung nicht gestatten, fruchtbar gemacht werden können.

Glücklicherweise fügt es sich übrigens, daß da, wo die experimentelle Methode versagt, andere Hilfsmittel von objektivem Werte der Psychologie ihre Dienste zur Verfügung stellen. Diese Hilfsmittel bestehen in jenen Erzeugnissen des geistigen Gesamtlebens, die auf bestimmte psychische Motive zurückschließen lassen. Zu ihnen gehören vornehmlich Sprache, Mythus und Sitte. Indem sie nicht nur von geschichtlichen Bedingungen, sondern auch von allgemeinen psychologischen Gesetzen abhängen, bilden die auf die letzteren zurückführenden Erscheinungen den Gegenstand einer besonderen psychologischen Disziplin, der Völkerpsychologie, deren Ergebnisse nun für die allgemeine Psychologie der zusammengesetzten seelischen Vorgänge das hauptsächlichste Hilfsmittel abgeben. Auf diese Weise bilden experimentelle Psychologie und Völkerpsychologie die beiden Hauptzweige der wissenschaftlichen Psychologie. An sie schließen sich als ergänzende Gebiete die Tierpsychologie und die Psychologie des Kindes, die zusammen mit der Völkerpsychologie die Aufgaben einer psychologischen Entwicklungsgeschichte zu lösen suchen. Die experimentelle Psychologie im engeren Sinne des Wortes und die Psychologie des Kindes lassen sich schließlich als Individualpsychologie zusammenfassen, während die Völker- und

die Tierpsychologie die beiden Teile einer generellen oder vergleichenden Psychologie bilden. Doch haben diese Unterscheidungen hier eine wesentlich andere Bedeutung als die der analogen physiologischen Gebiete, da die Tierpsychologie und die Psychologie des Kindes von relativ geringerem Werte sind, im Vergleich mit den physiologischen Disziplinen der menschlichen und der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Die völkerpsychologische Untersuchung dagegen ist überall da als eine Ergänzung der Individualpsychologie gefordert, wo die Entwicklungsformen der zusammengesetzten geistigen Vorgänge in Frage kommen.

In der obigen Aufzählung der psychologischen Disziplinen wurde mit Vorbedacht der sogenannten rationalen Psychologie keine Stelle angewiesen. Mit diesem Namen, den CHRISTIAN WOLFF in die Wissenschaft einführte, sollte eine unabhängig von der Erfahrung, rein aus metaphysischen Begriffen zu gewinnende Erkenntnis des seelischen Lebens bezeichnet werden. Der Erfolg hat gezeigt, daß eine solche metaphysische Behandlung nur durch fortwährende Erschleichungen aus der Erfahrung ihr Dasein zu fristen vermag. WOLFF selbst sah sich schon veranlaßt, seiner rationalen eine empirische Psychologie an die Seite zu stellen, wobei freilich die erste ungefähr ebenso viel Erfahrung enthält wie die zweite, und diese ebenso viel Metaphysik wie die erste. Die ganze Unterscheidung beruht auf einer völligen Verkennung der wissenschaftlichen Stellung der Psychologie nicht nur, sondern auch der Philosophie. In Wahrheit ist die Psychologie ebenso gut eine Erfahrungswissenschaft wie die Physik oder Chemie; die Aufgabe der Philosophie aber kann es niemals sein, an die Stelle der Einzelwissenschaften zu treten, sondern sie hat überall erst die gesicherten Ergebnisse der letzteren zu ihrer Grundlage zu nehmen. So verhalten sich denn auch die Bearbeitungen der rationalen Psychologie zu dem wirklichen Fortschritt unserer Wissenschaft ungefähr ebenso wie die Naturphilosophie eines SCHELLING oder HEGEL zur Entwicklung der neueren Naturwissenschaft[1].

Diejenigen Bearbeitungen der Psychologie, die heute noch unter dem Titel einer empirischen umgehen, dabei aber sich grundsätzlich auf die angebliche reine Selbstbeobachtung beschränken, pflegen in der Regel eigentümliche Mischprodukte aus rationaler und empirischer Psychologe zu sein, sei es nun, daß sich der rationale Teil auf einige metaphysische Erörterungen über das Wesen der Seele beschränkt, sei es daß gewisse Hypothesen metaphysischen Ursprungs für Ergebnisse der Selbstbeobachtung ausgegeben werden, wie in den meisten derartigen Darstellungen aus der HERBARTschen Schule. Mit Recht ist bemerkt worden, daß man auf die Nachweisung auch nur einer unzweifelhaften Tatsache von seiten dieser ganzen auf angebliche Selbstbeochtung gegründeten Psychologie vergeblich einen Preis setzen würde[2]. Trotzdem ist die Zuversicht unglaublich, mit der noch immer die Kompendien der HERBARTschen Schule das Gedächtnis der Schüler, für die sie bestimmt sind, mit einer Masse völlig imaginärer Prozesse belasten. Dem gegenüber

[1] Vgl. den Aufsatz: Philosophie und Wissenschaft, Essay[2], S. 1 ff., und: Über die Einteilung der Wissenschaften, Philos. Stud. V, S. 1 ff.

[2] F. A. LANGE, Geschichte des Materialismus[2]. II, S. 383.

liegt nun der Schwerpunkt des psychologischen Experimentes darin, daß es eine zuverlässige Selbstbeobachtung überhaupt erst möglich macht, und daß es daher das psychologische Auffassungsvermögen auch für solche Vorgänge schärft, die direkt keiner äußeren Beeinflussung zugänglich sind. In dem Maße als sich die heutige Forschung dieser allgemeineren Bedeutung des Experiments bewußt geworden ist, hat sich daher der Begriff der experimentellen Psychologie über seine ursprünglichen Grenzen hinaus erweitert, indem wir nunmehr unter ihr nicht mehr bloß die direkt dem Experiment zugänglichen Teile, sondern die gesamte individuelle Psychologie verstehen, insofern sie von der experimentellen Methode, da wo sie anwendbar ist direkt, überall sonst aber indirekt, durch die Anwendung der dort gewonnenen allgemeinen Ergebnisse und durch die Schärfung der psychologischen Beobachtung Gebrauch macht.

Allerdings hat es auch innerhalb der experimentellen Psychologie an Rückfällen in eine metaphysische Behandlung der Probleme nicht gefehlt. Sie gibt sich in diesem Fall namentlich daran zu erkennen, daß man den Begriff der »physiologischen Psychologie« von vornherein in einem Sinne definiert, in welchem er bereits eine bestimmte metaphysische Voraussetzung in sich schließt, indem man nämlich derselben die Aufgabe stellt, die Bewußtseinserscheinungen durch die Zurückführung auf ihre physiologischen Bedingungen zu interpretieren. In der Regel wird dann übrigens diese Aufgabe auf die Psychologie überhaupt ausgedehnt, indem man behauptet, die Bewußtseinsvorgänge seien zwar in den Elementen, aus denen sie sich zusammensetzen, den Empfindungen, von spezifischer Beschaffenheit, Regelmäßigkeiten der Verbindung zwischen diesen Elementen seien aber auf psychologischem Wege nicht aufzufinden; eine wissenschaftliche Beschreibung oder Erklärung der zusammengesetzten psychischen Erlebnisse sei daher nur durch die Nachweisung der physiologischen Verbindungen möglich, welche zwischen den jenen psychischen Elementen entsprechenden physiologischen Prozessen bestehen [1]. Nach dieser Auffassung soll es keine psychische, sondern nur eine physische Kausalität geben; auch jede Kausalerklärung des psychischen Geschehens muß daher im letzten Grunde eine physiologische sein. Hiernach pflegt man diesen Standpunkt als den des »psychophysischen Materialismus« zu bezeichnen. An sich ist derselbe nicht neu. Vielmehr hat schon während des ganzen 18. Jahrhunderts dieser psychophysische mit dem mechanischen Materialismus, der die psychischen Elemente selbst für verworren aufgefaßte Molekularbewegungen erklärte, um die Herrschaft gekämpft. Neu ist aber immerhin die Absicht, dieser metaphysischen Theorie auf dem Wege der physiologischen Psychologie zur Anerkennung zu verhelfen und sie auf diese Weise scheinbar ihres metaphysischen Charakters zu entkleiden, so daß der psychologische Materialismus sogar mit einem nach Kant oder nach Fichte orientierten philosophischen Idealismus vereinbar sein soll. Da die Psychologie ein Anhangsgebiet zur Physiologie sei, also zu den Naturwissenschaften gehöre, so soll sie in der Tat nach dieser Auffassung mit den Geisteswissenschaften so wenig wie mit der Philosophie fernerhin noch

[1] Herbert Spencer, Psychologie. Deutsche Ausg. von B. Vetter, 1882, I, S. 533 ff. Hugo Münsterberg, Über Aufgaben und Methoden der Psychologie. Schriften der Gesellschaft für psychol. Forschung, I, S. 111 ff. Im wesentlichen denselben Standpunkt, mit geringen Veränderungen im Ausdruck, vertreten des gleichen Verf.s Grundzüge der Psychologie, I. 1900. S. 382 ff.

irgend etwas zu tun haben. Daß das geistige Leben selbst das Problem der Psychologie ist, gilt hier als ein Vorurteil verflossener Zeiten [1]. Nun ist aber der Satz, daß es keine psychische Kausalität gebe, und daß alle psychischen Zusammenhänge auf physische zurückzuführen seien, auch heute noch nichts anderes als eine metaphysische Voraussetzung, und zwar in seinem negativen Teil eine solche, die einer großen Zahl wirklich nachweisbarer psychischer Zusammenhänge widerstreitet, in seinem positiven eine solche, die eine verhältnismäßig sehr beschränkte Anzahl von Erfahrungen zu einem allgemeinen Prinzip erweitert. Die Einsicht in die unzulängliche Begründung dieses Satzes ist denn auch wohl die Ursache, daß einzelne Psychologen, die sonst prinzipiell den gleichen Standpunkt teilen, immerhin neben der Erforschung der Abhängigkeit der Bewußtseinsvorgänge von gewissen physiologischen Gehirnprozessen auch noch die Verbindungen jener untereinander mit zur Aufgabe der Psychologie rechnen, wobei sie dann in diesem psychologischen Teil der in der englischen Psychologie des 18. Jahrhunderts ausgebildeten Theorie der »Ideenassoziation« zu folgen pflegen [2]. Dies hat seinen guten Grund darin, daß die Assoziationslehre selbst von David Hartley an bis auf Herbert Spencer meist die Assoziationsvorgänge bloß physiologisch zu interpretieren suchte.

Besitzt der materialistische Standpunkt der Psychologie auf alle Fälle nur den Wert einer heuristischen Hypothese, so müßte diese ihre Berechtigung zunächst durch ihre Erfolge nachweisen können. Offenbar ist es aber gerade die Ablenkung der psychologischen Aufgabe von ihrem eigentlichen Gegenstand, von dem Zusammenhang der Bewußtseinsvorgänge, der das Experiment zu einem für die Psychologie selbst ziemlich unfruchtbaren Werkzeug zu machen droht. In der Tat bewegen sich die von diesem Standpunkt aus unternommenen Bearbeitungen der physiologischen Psychologie, soweit sie nicht in Entlehnungen aus der Sinnes- und Gehirnphysiologie bestehen, meist gänzlich in den ausgefahrenen Geleisen der überkommenen Assoziationslehre. Die Vorstellungen werden nach wie vor wie unveränderliche Objekte behandelt, die kommen und gehen, in ihrer Aufeinanderfolge Verbindungen eingehen, in diesen Verbindungen den wohlbekannten Einflüssen der Übung und Gewohnheit folgen, und endlich, wenn sie in gewisse Gruppen geordnet werden, das nicht gerade überraschende Ergebnis liefern, daß die logischen Kategorien, die sich im allgemeinen für die Klassifikation irgend welcher Begriffe dienlich erweisen, auch in diesem Fall nicht im Stiche lassen [3].

Nun sind, wie oben angedeutet, Physiologie und Psychologie Disziplinen, die ohne wechselseitige Hilfeleistung nicht auskommen. Wie z. B. die Physiologie bei der Analyse der physiologischen Leistungen der Sinnesorgane auf die subjektive Beobachtung der Sinnesempfindungen angewiesen ist, ebenso bedarf die Psychologie ihrerseits der Kenntnis der physiologischen Seite der

---

[1] Münsterberg, Grundzüge der Psychologie. Vorwort, S. VIII. Dazu des gleichen Verf.s Psychology and Life. 1899. Diese Auffassung von der Bedeutungslosigkeit der Psychologie für die Geisteswissenschaften wird übrigens auch von einzelnen Philosophen geteilt. Zur Kritik derselben vgl. meine Einleitung in die Philosophie. 1901. § 4.

[2] Vgl. z. B. Th. Ziehen, Leitfaden der physiologischen Psychologie[5]. 1900. S. 3 ff.

[3] Vgl. hinsichtlich der Assoziationslehre unten Abschn. V, und zur Kritik des psychologischen Materialismus überhaupt die Abhandlungen: Über psychische Kausalität, Philos. Stud. X, S. 47 ff. Über die Definition der Psychologie. Ebend. XII, S. 1 ff.

Sinnesleistungen, um die psychologische würdigen zu können, usw. Dabei ist es denn in Anbetracht der Lücken, die bald mehr unser physiologisches, bald mehr unser psychologisches Wissen bietet, unvermeidlich, daß gelegentlich das eine Gebiet zu Rate gezogen werden muß, um für das andere einzutreten. So ist heute noch fast alles, was wir über die physischen Vorgänge der Lichterregung annehmen, aus den psychologischen Verhältnissen der Lichtempfindungen erschlossen; oder so können wir umgekehrt wohl auch versuchen, uns über die Bedingungen der sogenannten Übung und Gewöhnung auf psychischem Gebiet mittels der Eigenschaften Rechenschaft zu geben, die die Nervensubstanz in den Veränderungen der Erregbarkeit unter der Nachwirkung vorangegangener Erregungen darbietet. Man muß aber seine Augen geflissentlich der wirklichen Sachlage verschließen oder Hypothesen für Tatsachen halten, wenn man behauptet, Lücken unserer Kenntnisse, die eine solche Aushilfe fordern, seien ausschließlich auf der einen, der psychologischen Seite zu finden. Auf welcher Seite hier unsere Kenntnis der Vorgänge und ihres Zusammenhangs die vollständigere oder die unvollständigere sei, dürfte sich überhaupt kaum entscheiden lassen. Wie es sich aber damit auch verhalten mag, die Behauptung, das geistige Leben entbehre eines kausalen Zusammenhangs, und das eigentliche und nächste Objekt der Psychologie sei daher gar nicht das geistige Leben selbst, sondern dessen physische Grundlage, diese Behauptung richtet sich selbst. Die schädlichen Wirkungen dieser Richtung bestehen übrigens nicht bloß darin, daß sie den eigentlichen Gegenstand der psychologischen Forschung hinter physiologischen Entlehnungen und Hypothesen verschwinden macht, sondern vornehmlich darin, daß sie in der Verwertung der experimentellen Methoden die psychologischen Gesichtspunkte gänzlich vermissen läßt, so daß die Psychologie als solche bei ihren Experimenten in der Regel leer ausgeht. Darum liegt die Hauptgefahr für den Fortschritt unserer Wissenschaft gegenwärtig nicht mehr in den alten spekulativen und empirischen Richtungen, sondern in dieser materialistischen Pseudowissenschaft, die ihre die Psychologie zerstörende Tendenz hinreichend durch die Behauptung kennzeichnet, daß die psychologische Interpretation des geistigen Lebens zu dem geistigen Leben selbst, wie es in Geschichte und Gesellschaft wirksam sei, überhaupt keine Beziehung habe[1].

2. Psychologische Vorbegriffe.

Der menschliche Geist vermag es nicht Erfahrungen zu sammeln, ohne sie gleichzeitig mit seiner Spekulation zu verweben. Das erste Resultat solchen natürlichen Nachdenkens ist das Begriffssystem der Sprache. In allen Gebieten menschlicher Erfahrung gibt es daher gewisse Begriffe, welche die Wissenschaft, ehe sie an ihr Geschäft geht, bereits vorfindet, als Ergebnisse jener ursprünglichen Reflexion, die in den Begriffssymbolen der Sprache ihre bleibenden Niederschläge zurückließ. So sind Wärme und Licht Begriffe aus dem Gebiete der äußeren Erfahrung, die unmittelbar aus der sinnlichen Empfindung hervorgingen.

---

[1] Vgl. hierzu den Aufsatz: Philosophie und Wissenschaft in meinen Essays[2], S. 1 ff.

Die heutige Physik ordnet beide dem allgemeinen Begriff der Bewegung unter. Aber es wäre nicht möglich gewesen dieses Ziel zu erreichen, ohne daß man die Begriffe des gemeinen Bewußtseins vorläufig angenommen und mit ihrer Untersuchung begonnen hätte. Nicht anders sind Seele, Geist, Vernunft, Verstand usw. Begriffe, die vor jeder wissenschaftlichen Psychologie existierten. In der Tatsache, daß das natürliche Bewußtsein überall die innere Erfahrung als eine gesonderte Erkenntnisquelle darstellt, kann daher die Psychologie einstweilen ein hinreichendes Zeugnis ihrer Berechtigung als Wissenschaft erblicken, und indem sie dies tut, adoptiert sie zugleich den Begriff Seele, um eben damit das ganze Gebiet der inneren Erfahrung zu umgrenzen. Seele heißt uns demnach das Subjekt, dem wir alle einzelnen Tatsachen des psychischen Lebens als Prädikate beilegen. Jenes Subjekt selbst ist überhaupt nur durch seine Prädikate bestimmt, die Beziehung der letzteren auf eine gemeinsame Grundlage soll nichts weiter als ihren gegenseitigen Zusammenhang ausdrücken. Hiermit scheiden wir sogleich eine Bedeutung aus, die das natürliche Sprachbewußtsein immer mit dem Begriff Seele verbindet. Ihm ist die Seele nicht bloß ein Subjekt im logischen Sinne, sondern eine Substanz, ein reales Wesen, als dessen Äußerungen oder Handlungen die sogenannten Seelentätigkeiten aufgefaßt werden. Hierin liegt aber eine metaphysische Voraussetzung, zu der die Psychologie möglicherweise am Schlusse ihrer Arbeit geführt werden kann, die sie jedoch unmöglich schon vor dem Eintritt in dieselbe ungeprüft annehmen darf. Auch gilt von dieser Annahme nicht, was von der Unterscheidung der inneren Erfahrung überhaupt gesagt wurde, daß sie nämlich notwendig sei, um die Untersuchung in Fluß zu bringen. Die Symbole, welche die Sprache zur Bezeichnung gewisser Gruppen von Erfahrungen geschaffen hat, tragen noch heute die Kennzeichen an sich, daß sie ursprünglich nicht bloß im allgemeinen abgesonderte Wesen, Substanzen, sondern daß sie selbst persönliche Wesen bedeutet haben. Die fortschreitende Kritik der Erkenntnis hat diese phantasievolle Umdeutung der Begriffe allmählich beseitigt. Die Personifikation der Substanzen und die Substantialisierung der Begriffe ist hinfällig geworden. Aus metaphysischen Substanzen sind die psychologischen Begriffe zu logischen Subjekten geworden. So betrachten wir denn vor allem die Seele lediglich als den einheitlichen Zusammenhang der unmittelbaren inneren Erfahrung, eine Auffassung, die das Resultat der von der Sprache selbst geübten Begriffsbildung ist, gereinigt jedoch von jenen Zusätzen einer unreifen Metaphysik, die das natürliche Bewußtsein und, in seinen Spuren wandelnd, die beginnende Wissenschaft in die Begriffe hineinträgt.

Ein ähnliches Verfahren ist nun auch bei denjenigen Begriffen zu

befolgen, die wir teils für besondere Beziehungen der inneren Erfahrung, teils für einzelne Gebiete derselben vorfinden. So stellt die Sprache der Seele den Geist gegenüber. Beide sind Wechselbegriffe, denen im Gebiet der äußeren Erfahrung Leib und Körper entsprechen. Körper ist jeder Gegenstand der äußeren Erfahrung, wie er sich unmittelbar unseren Sinnen darbietet, ohne Beziehung auf ein demselben zukommendes inneres Sein; Leib ist der Körper, wenn er mit eben dieser Beziehung gedacht wird. Ähnlich heißt Geist das innere Sein, wenn dabei keinerlei Zusammenhang mit einem äußeren Sein in Rücksicht fällt, wogegen bei der Seele, namentlich wenn sie dem Geiste gegenübergestellt wird, gerade die Verbindung mit einer leiblichen, der äußeren Erfahrung gegebenen Existenz vorausgesetzt ist.

Während demnach Seele und Geist das Ganze der inneren Erfahrung umfassen, wobei nur die Beziehung, in der diese genommen wird, eine verschiedene ist, werden durch die sogenannten Seelenvermögen die einzelnen Gebiete derselben bezeichnet, wie sie in der Selbstbeobachtung unmittelbar voneinander sich abgrenzen. In den Begriffen Sinnlichkeit, Gefühl, Verstand, Vernunft usw. bringt uns also die Sprache eine Klassifikation der unserer inneren Wahrnehmung gegebenen Vorgänge entgegen, die wir, an diese Ausdrücke gebunden, im ganzen kaum antasten können. Wohl aber ist die genaue Definition dieser Begriffe und ihre Einfügung in eine systematische Ordnung durchaus Sache der Wissenschaft. Ursprünglich haben die Seelenvermögen nicht bloß verschiedene Teile des inneren Erfahrungsgebietes, sondern ebensoviele verschiedene Wesen bezeichnet, über deren Verhältnis zu jenem Gesamtwesen, das man Seele oder Geist nannte, sich im allgemeinen keine bestimmte Vorstellung gebildet hatte. Aber die Substantialisierung dieser Begriffe liegt so weit zurück in den Fernen mythologischer Naturanschauung, daß es einer Warnung vor der voreiligen Aufstellung metaphysischer Substanzen hier nicht erst bedarf. Trotzdem hat eine mythologische Nachwirkung bis in die neuere Wissenschaft sich vererbt. Sie besteht darin, daß den genannten Begriffen noch eine Spur des mythologischen Kraftbegriffs anhaftet: sie werden nicht bloß als Klassenbezeichnungen für bestimmte Gebiete der inneren Erfahrung angesehen, was sie in der Tat sind, sondern man hält sie für Kräfte, durch welche die einzelnen Erscheinungen hervorgebracht werden. Der Verstand gilt für die Kraft, durch die wir Wahrheiten einsehen, das Gedächtnis für die Kraft, die Vorstellungen zu künftigem Gebrauche aufbewahrt usw. Der unregelmäßige Eintritt dieser Kräftewirkungen hat aber auf der anderen Seite gegen den Namen einer eigentlichen Kraft Bedenken erregt, und so ist der Ausdruck Seelenvermögen entstanden. Denn unter einem Vermögen versteht man

dem Wortsinne nach eine solche Kraft, die nicht notwendig und unabänderlich wirken muß, sondern die nur wirken kann. Der Ursprung aus dem mythologischen Kraftbegriff fällt hier unmittelbar in die Augen. Das Urbild für das Wirken einer derartigen Kraft ist offenbar das menschliche Handeln. Die ursprüngliche Bedeutung des Vermögens ist die eines handelnden Wesens. So liegt schon in der ersten Bildung der psychologischen Begriffe der Keim zu jener Vermengung von Klassifikation und Erklärung, die einen gewöhnlichen Fehler der empirischen Psychologie bildet. Die allgemeine Bemerkung, daß die Seelenvermögen Klassenbegriffe sind, die der beschreibenden Psychologie zugehören, enthebt uns der Notwendigkeit, ihnen schon hier ihre Bedeutung anzuweisen. In der Tat läßt sich sehr wohl eine Psychologie denken, in der von Sinnlichkeit, Verstand, Vernunft, Gedächtnis usw. gar nicht die Rede ist. Denn unmittelbar in unserer inneren Wahrnehmung gibt es nur einzelne Vorstellungen, Gefühle, Triebe usw., und für die Erklärung dieser einzelnen Tatsachen ist durch ihre Subsumtion unter gewisse Allgemeinbegriffe schlechterdings nichts geleistet.

Nachdem man die Unbrauchbarkeit der Vermögensbegriffe gegenwärtig fast allgemein anerkannt hat, ist nun gleichwohl eine Nachwirkung dieser Auffassung noch weit verbreitet. Sie besteht darin, daß man statt der allgemeinen Klassenbegriffe die einzelnen Tatsachen, die ihnen dereinst subsumiert wurden, für isoliert existierende selbständige Erscheinungen hält. Nach dieser Auffassung gibt es zwar kein besonderes Vorstellungs-, Gefühls- oder Willensvermögen; aber die einzelne Vorstellung, die einzelne Gefühlsregung und der einzelne Willensakt gelten als selbständige Prozesse, die sich beliebig miteinander verbinden oder voneinander trennen können. Da nun die innere Wahrnehmung alle diese angeblich selbständigen Vorgänge als durchgängig miteinander verbunden und voneinander bestimmt zeigt, so ist nicht zu verkennen, daß man sich hier einer ähnlichen, nur den konkreten Erscheinungen etwas mehr genäherten Umwandlung von Abstraktionsprodukten in reale Dinge schuldig macht, wie sie der älteren Vermögenslehre widerfahren war. Eine isolierte, von den Vorgängen des Fühlens und Wollens trennbare Vorstellung gibt es im Grunde ebensowenig, wie es einen Verstand als isolierte seelische Kraft gibt. So unerläßlich daher jene Unterscheidungen sind, so dürfen wir doch bei ihnen niemals vergessen, daß sie auf Abstraktionen beruhen, denen keine reale Trennung von Gegenständen gegenübersteht, sondern die objektiv nur als untrennbare Elemente zusammengehöriger Vorgänge aufgefaßt werden können.

Wie diese Trennungen des Zusammengehörigen, die aus den schon in der Sprache niedergelegten Begriffsscheidungen hervorgegangen sind,

so hat aber nicht minder das bald aus spekulativen Voraussetzungen, bald aus der populären Reflexionspsychologie stammende Streben nach einer Zusammenfassung aller Bewußtseinsvorgänge unter dem Begriff der Vorstellungen und ihrer Verbindungen die unbefangene Auffassung der Bewußtseinserscheinungen nicht selten getrübt. So pflegt insbesondere die Reflexionspsychologie noch heute im Anschlusse an die alte Scholastik das Wollen als die »Vorstellung einer Handlung«, das Gefühl der Lust oder Unlust als ein »Urteil über den Nutzen oder die Schädlichkeit eines Eindrucks« zu bezeichnen. In scheinbar exakterer, in Wirklichkeit jedoch nicht minder gewaltsam die Tatsachen umdeutender Weise entwarf HERBART seine »Statik und Mechanik der Vorstellungen«, in der er von der Annahme ausging, die einzigen realen Inhalte des psychischen Geschehens seien die Vorstellungen, während alles was wir sonst noch in uns zu erleben glauben, auf Hemmungen, Spannungen und Strebungen der Vorstellungen zurückzuführen sei. Verstärkt wurde der täuschende Einfluß dieser von einem einseitigen Intellektualismus getragenen psychologischen Konstruktion dadurch, daß man sich dabei, verführt durch eine schon in der populären Auffassung herrschenden Verwechselung der Eigenschaften der Vorstellungen mit denen der Objekte, auf die sie sich bei der Sinneswahrnehmung beziehen, die Vorstellungen selbst wie konstante Objekte betrachtete, die in das Bewußtsein kommen und aus ihm verschwinden, dabei aber in der Seele eine Art von unsterblichem Dasein führen sollen. Auf die einzelnen Fragen, bei denen sich diese intellektualistische Umdeutung und Verdinglichung der seelischen Erlebnisse geltend macht, werden wir erst bei der Einzelbetrachtung der letzteren eingehen können. Hier mögen nur einstweilen die allgemeinen Gesichtspunkte vorangestellt werden, die im folgenden gegenüber diesen bald das Zusammengehörige willkürlich scheidenden bald das tatsächlich Verschiedene unter übereinstimmenden Begriffen vereinenden Theorien gegenüber maßgebend sein sollen. Solcher Gesichtspunkte mögen hier hauptsächlich die drei folgenden hervorgehoben werden.

Erstens: alle Inhalte unseres Bewußtseins sind von Moment zu Moment veränderliche Vorgänge; die Vorstellungen äußerer Objekte sind davon ebensowenig ausgenommen wie etwa die Affekte und Willensvorgänge. Jede Fixierung eines psychischen Erlebnisses in einem unverändert gedachten Moment oder Zustand beruht daher auf einer, vorübergehend allerdings unentbehrlichen, aber darum doch willkürlichen Abstraktion.

Zweitens: was von den sukzessiven, das gilt nicht minder in entsprechend verändertem Sinne auch von den simultan gegebenen Inhalten unserer psychischen Erlebnisse. Was sich gleichzeitig ereignet,

das bildet einen einzigen zusammenhängenden Inhalt. Jede Sonderung desselben in einzelne Bestandteile beruht wieder auf einer Abstraktion, die von dem wechselnden Verhältnis der einzelnen Bestandteile zu einander bestimmt wird, die aber dabei der Verbindung mit den übrigen psychischen Inhalten stets eingedenk bleiben muß.

Drittens: nach Maßgabe der durch diese beiden Tatsachen, den in sich zusammenhängenden Verlauf und die in dem Wechsel gleichzeitiger Inhalte sich bewährende relative Konstanz, gegebenen Gesichtspunkte sind die Begriffe der Elemente sowohl wie der zusammengesetzten Inhalte der seelischen Erfahrung zu bilden. Mögen wir uns also immerhin bei diesen Begriffen der in der Sprache niedergelegten Bezeichnungen bedienen, im Hinblick auf die Schwankungen der Bedeutung, die hier der Sprachgebrauch, teilweise nicht ohne den Einfluß der oben erwähnten theoretischen Vorurteile, zeigt, werden wir uns doch gleichzeitig bemühen müssen, zunächst die Namen zweckmäßig, also natürlich auch, so weit es geschehen kann, im Einklang mit dem bestehenden Sprachgebrauch, zu wählen, sodann aber namentlich von der einmal gewählten Definition nirgends abzuweichen. In diesem Sinne werden also Begriffe wie Empfindung, Gefühl, Vorstellung, Affekt, Wille usw. überall nur eindeutig gebraucht werden. Zugleich wird dabei lediglich auf den psychologischen Charakter der Erscheinungen, nicht auf irgend welche für den psychischen Tatbestand an und für sich gleichgültige äußere Bedingungen Rücksicht zu nehmen sein. So hat z. B. von diesem Gesichtspunkte aus bei der Anwendung der Begriffe Empfindung oder Vorstellung die psychologische Terminologie nicht im geringsten darauf Rücksicht zu nehmen, ob die Empfindung von einem äußeren Reiz verursacht ist oder der Vorstellung ein äußerer Gegenstand entspricht und dergl. Die genauere Definition der in solcher Weise zu verwendenden Begriffe und Wortbezeichnungen wird übrigens naturgemäß erst bei der Behandlung der einzelnen Aufgaben möglich sein, bei denen sie zur Anwendung kommen [1].

Der obigen Betrachtung mögen hier noch einige kritische Bemerkungen über die Wechselbegriffe Seele und Geist, sowie über die Lehre von den Seelenvermögen sich anschließen.

a. Seele und Geist. Von der Seele trennt unsere Sprache den Geist als einen zweiten Substanzbegriff, dessen unterscheidendes Merkmal darin gesehen wird, daß er nicht, wie die Seele, durch die Sinne notwendig an ein leibliches Dasein gebunden erscheint, sondern entweder mit einem solchen in bloß äußerer Verbindung steht oder sogar völlig von demselben befreit ist. Der Begriff des Geistes wird daher in einer doppelten Bedeutung gebraucht:

---

[1] Vgl. über Empfindung und Gefühl, Vorstellung und Gemütsbewegung unten Kap. VII, über Affekt und Willen Abschn. IV, Kap. XVI und XVII.

einmal für die Grundlage derjenigen inneren Erfahrungen, von denen man annimmt, daß sie von der Tätigkeit der Sinne unabhängig seien; sodann um solche Wesen zu bezeichnen, denen überhaupt gar kein leibliches Sein zukommen soll. Die Psychologie hat sich natürlich mit dem Begriff nur in seiner ersten Bedeutung zu beschäftigen; übrigens ist unmittelbar einleuchtend, daß diese zur zweiten fast von selbst führen müßte, da nicht einzusehen ist, warum der Geist nicht auch als völlig ungetrennte Substanz vorkommen sollte, wenn seine Verbindung mit dem Leibe nur eine äußerliche, gewissermaßen zufällige wäre.

Das philosophische Nachdenken konnte jedoch das Verhältnis von Seele und Geist nicht in der Unbestimmtheit belassen, mit welcher sich das gemeine Bewußtsein zufrieden gab. Sind Seele und Geist verschiedene Wesen, ist die Seele ein Teil des Geistes oder dieser ein Teil der Seele? Der älteren Spekulation merkt man deutlich die Verlegenheit an, die sie dieser Frage gegenüber empfindet. Einerseits wird sie durch den Zusammenhang der inneren Erfahrungen dazu getrieben, eine einzige Substanz als Grund derselben zu setzen, anderseits scheint ihr aber auch eine Trennung der in der sinnlichen Vorstellung befangenen und der abstrakteren geistigen Tätigkeiten unerläßlich zu sein. So bleibt neben dem großen Dualismus zwischen Geist und Körper der beschränktere zwischen Geist und Seele bestehen, ohne daß es der alten Philosophie gelungen wäre, denselben vollständig zu beseitigen, ob sie nun mit Plato die Substantialität der Seele aufzuheben versucht, indem sie die Seele als eine Mischung von Geist und Körper auffaßt[1], oder ob sie mit Aristoteles durch Übertragung des von der Seele abstrahierten Begriffes auf den Geist an Stelle der Einheit der Substanz eine übereinstimmende Form der Definition setzt[2]. Die neuere spiritualistische Philosophie ist im allgemeinen mehr den Spuren Platos gefolgt, hat aber entschiedener als er die Einheit der Substanz für Geist und Seele festgehalten. So kam es, daß überhaupt die scharfe Unterscheidung der Begriffe aus der wissenschaftlichen Sprache verschwand. Wenn je noch ein Unterschied gemacht wurde, so nahm man entweder mit Wolff den Geist als den allgemeinen Begriff, unter dem die individuelle Seele enthalten sei[3], oder man konfundierte den Geist mit den unten zu erwähnenden Seelenvermögen, indem man ihn als eine Generalbezeichnung bald für die sogenannten höheren Seelenvermögen, bald für das Erkenntnisvermögen beibehielt; im letzteren Fall wurde dann häufig in neuerer Zeit das Fühlen und Begehren im Gemüt zusammengefaßt und demnach die ganze Seele in Geist und Gemüt gesondert, ohne daß man jedoch unter beiden besondere Substanzen verstanden hätte. Bisweilen wurde auch wohl zwischen den Begriffen Geist und Seele ein bloßer Gradunterschied angenommen und so dem Menschen ein Geist, den Tieren aber nur eine Seele zugesprochen. So verliert diese Unterscheidung immer mehr an Bestimmtheit, während zugleich der Begriff des Geistes seine substantielle Eigenschaft

[1] Timäus 35.

[2] Die Aristotelische Definition der Seele im allgemeinen als »erste Entelechie eines der Möglichkeit nach lebenden Körpers« gilt nämlich auch für den von der Sinnlichkeit unabhängigen Geist, den νοῦς ποιητικός, der aber, weil er die Wirklichkeit der Seele selbst sei, abtrennbar von dem Körper gedacht werden könne, was bei den übrigen Teilen der Seele nicht der Fall ist. De anim. II, 1 am Schlusse.

[3] Psychologia rationalis, § 643 ff.

einbüßt. Wollen wir demselben hiernach eine Bedeutung anweisen, die der weiteren Untersuchung nicht vorgreift, so läßt sich dies nur dahin feststellen, daß der Geist gleichfalls das Subjekt der inneren Erfahrung bezeichnet, daß aber in ihm abstrahiert ist von den Beziehungen dieses Subjektes zu einem leiblichen Wesen. Die Seele ist das Subjekt der inneren Erfahrung mit den Bedingungen, welche die erfahrungsmäßige Gebundenheit an ein äußeres Dasein mit sich führt; der Geist ist das nämliche Subjekt ohne Rücksicht auf diese Gebundenheit. Hiernach werden wir immer nur dann vom Geist und von geistigen Erscheinungen reden, wenn wir auf diejenigen Momente der inneren Erfahrung, durch welche dieselbe von unserer sinnlichen, d. h. der äußeren Erfahrung zugänglichen Existenz abhängig ist, kein Gewicht legen. Diese Definition läßt es vollkommen dahingestellt, ob dem Geistigen jene Unabhängigkeit von der Sinnlichkeit wirklich zukommt. Denn man kann von einer oder mehreren Seiten einer Erscheinung absehen, ohne darum zu leugnen, daß diese Seiten vorhanden sind.

b. Die Seelenvermögen. Es ist längst das Bestreben der Philosophen gewesen, die vielen Seelenvermögen, welche die Sprache unterscheidet, wie Empfindung, Gefühl, Verstand, Vernunft, Begierde, Einbildungskraft, Gedächtnis usw., auf einige allgemeinere Formen zurückzuführen. Schon im Platonischen Timäus findet sich eine Dreiteilung der Seele angedeutet, die der Unterscheidung des Erkenntnis-, Gefühls- und Begehrungsvermögens entspricht. Dieser Dreiteilung geht aber eine Zweiteilung in niederes und höheres Seelenvermögen parallel, wovon das erstere, die Sinnlichkeit, als der sterbliche Seelenteil zugleich Begierde und Gefühl umfaßt, während das zweite, die unsterbliche Vernunft, mit der Erkenntnis sich deckt. Das Gefühl oder der Affekt gilt hierbei ebenso als vermittelnde Stufe zwischen Begehren und Vernunft, wie die wahre Vorstellung zwischen den sinnlichen Schein und die Erkenntnis sich einschiebt. Aber während die Empfindung ausdrücklich mit der Begierde auf den nämlichen Teil der Seele bezogen wird[1], scheinen das vermittelnde Denken (die διάνοια) und der Affekt nur in analoge Beziehungen zur Vernunft gesetzt zu werden. Es machen demnach diese Klassifikationsversuche den Eindruck, als wenn Plato seine beiden Einteilungsprinzipien, von denen dem einen die Beobachtung eines fundamentalen Unterschiedes zwischen den Phänomenen des Erkennens, Fühlens und Begehrens, dem andern die Wahrnehmung einer Stufenfolge im Erkenntnisprozeß zugrunde lag, unabhängig nebeneinander gebildet und erst nachträglich den Versuch gemacht habe, das eine auf das andere zurückzuführen, was ihm aber nur unvollständig gelang. Bei Aristoteles sondert sich die Seele, da er sie als das Prinzip des Lebens auffaßt, nach der Stufenfolge der vornehmlichsten Lebenserscheinungen in Ernährung, Empfindung und Denkkraft. Zwar führt er gelegentlich noch andere Seelenvermögen an; doch ist deutlich, daß er jene drei als die allgemeinsten betrachtet, indem er insbesondere auch das Begehren der Empfindung unterordnet[2]. Hatte Plato bei seiner Dreiteilung die Eigenschaften der Seele nach ihrem ethischen Wert gemessen, so gewann Aristoteles die seinige, konform seinem Begriff von der Seele, aus den Hauptklassen der lebenden Wesen: ernährend ist die Seele der Pflanze, ernährend und empfin-

---

[1] Timäus 77.
[2] De anim. II, 2, 3.

dend die tierische, ernährend, empfindend und denkend die menschliche. Eben diese in der Beobachtung der verschiedenartigen Wesen gegebene Trennbarkeit der drei Vermögen war wohl die ursprüngliche Veranlassung der Klassifikation. Mag aber auch der Ausgangspunkt derselben ein abweichender sein, so fällt sie doch offenbar, sobald wir von der Unterscheidung der Ernährung als einer besonderen Seelenkraft absehen, mit der Platonischen Zweiteilung in Sinnlichkeit und Vernunft zusammen und kann also ebensowenig wie irgend einer der späteren Versuche als ein wirklich neues System betrachtet werden.

Unter den Neueren hat der einflußreichste psychologische Systematiker, Wolff, wieder die beiden Platonischen Einteilungen nebeneinander benutzt, dabei aber das Gefühls- dem Begehrungsvermögen untergeordnet. Hierdurch schreitet sein ganzes System in einer Zweiteilung fort. Er sondert zunächst Erkennen und Begehren und trennt sodann jedes derselben in einen niederen und einen höheren Teil. Die weitere Einteilung erhellt aus der folgenden Übersichtstafel:

I. Erkenntnisvermögen.	II. Begehrungsvermögen.
1. Niederes Erkenntnisvermögen. Sinn. Einbildungskraft. Dichtungsvermögen. Gedächtnis (Vergessen und Erinnern).	1. Niederes Begehrungsvermögen. Lust und Unlust. Sinnliche Begierde und sinnlicher Abscheu. Affekte.
2. Höheres Erkenntnisvermögen. Aufmerksamkeit und Reflexion. Verstand [1].	2. Höheres Begehrungsvermögen. Wollen und Nichtwollen. Freiheit.

Ein wesentlicher Fortschritt dieses Systems, das in der Leibnizschen Unterscheidung des Vorstellens und Strebens als der Grundkräfte der Monaden seine nächste Grundlage hat, lag darin, daß es das Gefühls- und Begehrungsvermögen nicht auf den Affekt und das sinnliche Begehren beschränkte, sondern ihm denselben Umfang wie der Erkenntnis gab, so daß von einem ethischen Wertunterschied nicht mehr die Rede war. Dagegen ist ersichtlich, daß bei der Unterscheidung der in den vier Hauptklassen aufgeführten einzelnen Vermögen kein systematisches Prinzip maßgebend ist, sondern daß dieselben rein empirisch aneinander gereiht sind. In der Wolffschen Schule wurde diese Einteilung mannigfach modifiziert. Namentlich wurden bald Erkenntnis und Gefühl als die beiden Hauptvermögen bezeichnet, bald wurde das Fühlen dem Erkennen und Begehren als drittes und mittleres hinzugefügt. Die letztere Klassifikation ist es, die Kant adoptiert hat. Wolff wird schon in der empirischen Seelenlehre von dem Bestreben geleitet, die verschiedenen Vermögen aus einer einzigen Grundkraft, der vorstellenden Kraft, abzuleiten, und seine rationale Psychologie ist zu einem großen Teil jener Aufgabe gewidmet. Seine Schüler sind hierin zum Teil noch weiter

[1] Begriff, Urteil und Schluß bezeichnet Wolff als die drei Operationen des Verstandes, führt also keines derselben auf ein besonderes Vermögen zurück, die Vernunft handelt er, neben dem ingenium, der Kunst des Erfindens, Beobachtens usw. unter den natürlichen Dispositionen des Verstandes ab. Psychologia empirica. Edit. nov. Francof. et Lipsiae 1738.

gegangen. KANT mißbilligte solche Versuche, gegebene Unterschiede um eines bloßen Strebens nach Einheit willen verwischen zu wollen. Dennoch ragt auch bei ihm die Erkenntnis über die beiden andern Seelenkräfte herüber, da jeder derselben ein besonderes Vermögen in der Sphäre des Erkennens entspricht. In dieser Beziehung der drei Grundvermögen auf die Formen der Erkenntniskraft besteht das Eigentümliche der KANTschen Psychologie. Während WOLFF und die Späteren, welche die Quellen der innern Erfahrung auf eine einzige zurückzuführen suchten, diese in der Erkenntnis oder in ihrem Hauptphänomen, der Vorstellung, zu finden glaubten, behauptete KANT die ursprüngliche Verschiedenartigkeit des Erkennens, Fühlens und Begehrens. Über diese drei Grundkräfte erstreckt sich nur insofern das Erkenntnisvermögen, als es gesetzgeberisch auch für die beiden andern auftritt; denn es erzeugt sowohl die Naturbegriffe wie den Freiheitsbegriff, der den Grund zu den praktischen Vorschriften des Willens enthält, außerdem die zwischen beiden stehenden Zweckmäßigkeits- und Geschmacksurteile. Demnach sagt KANT von dem Verstand im engeren Sinne, er sei gesetzgeberisch für das Erkenntnisvermögen, die Vernunft für das Begehrungsvermögen, die Urteilskraft für das Gefühl [1]. Verstand, Urteilskraft und Vernunft werden dann aber auch zusammen als Verstand im weiteren Sinne bezeichnet [2]. Anderseits adoptiert KANT zwar die Unterscheidung eines unteren und oberen Erkenntnisvermögens, von denen das erstere die Sinnlichkeit, das zweite den Verstand umfaßt; er verwirft jedoch die Annahme eines bloßen Gradunterschiedes beider. Die Sinnlichkeit ist ihm vielmehr die rezeptive, der Verstand die spontane Seite der Erkenntnis [3]. In seinem kritischen Hauptwerk ist daher die Sinnlichkeit geradezu dem Verstande gegenübergestellt: dieser für sich vermittelt die reinen, in Verbindung mit der Sinnlichkeit die empirischen Begriffe [4].

In dieser ganzen Entwicklung sind offenbar hauptsächlich drei Momente auseinander zu halten: erstens die Unterscheidung der drei Seelenvermögen, zweitens die Dreigliederung des oberen Erkenntnisvermögens und drittens die Beziehung, in welche das letztere zu den drei Hauptvermögen gebracht wird. Das erste stammt im wesentlichen aus der WOLFFschen Psychologie, die beiden andern sind KANT eigentümlich. Die frühere Philosophie hatte im allgemeinen als Vernunft (λόγος) jene Tätigkeit des Geistes bezeichnet, welche durch Schließen (ratiocinatio) über die Gründe der Dinge Rechenschaft gebe. Dabei wurde aber bald im Sinne des Neuplatonismus die Vernunft dem Verstande (νοῦς, intellectus) untergeordnet, da dieser ein unmittelbares Wissen enthalte, während die Tätigkeit des Schließens eine Vermittlung mit der Sinnenwelt bedeute, bald wurde sie, da sie die Einsicht in die letzten Gründe der Dinge bewirke, dem Verstande übergeordnet, bald endlich als eine besondere Form der Betätigung des Verstandes betrachtet. Für alle drei Auffassungen finden sich Beispiele in der scholastischen Philosophie. Diese verschiedene Wertschätzung der Vernunft hat augenscheinlich darin ihre Ursache, daß man das Wort ratio in doppeltem Sinne gebraucht: einmal für den Begriff des Grundes zu einer gegebenen Folge einzelner Wahrheiten, und sodann für die Fähigkeit der

---

[1] Kritik der Urteilskraft, S. 14 ff. Ausg. von ROSENKRANZ. Bd. 4.
[2] Anthropologie S. 100 u. 104. Werke, VII, 2.
[3] Anthropologie S. 28.
[4] Kritik der reinen Vernunft S. 31, 55.

ratiocinatio, des Folgerns der Einzelwahrheiten aus ihren Gründen. Obgleich nun die ratio ursprünglich wohl nur in der letztgenannten Bedeutung, als Schlußvermögen, zu den Seelenvermögen gerechnet wurde, so hat man doch später auch die ratio im ersteren Sinne, den Grund, in ein solches übersetzt und sie demnach als ein Vermögen der Einsicht in die Gründe der Dinge bestimmt. Wurde vorwiegend auf die letztere Bedeutung Wert gelegt, so erschien dann die Vernunft geradezu als Organ der religiösen und moralischen Wahrheiten, die, weil sie aus den Verstandesbegriffen nicht zu deduzieren seien, auf eine höhere Erkenntnisquelle hinweisen sollen, als welche man nun naturgemäß jenes Seelenvermögen betrachtete, das sich auf die Gründe der Dinge beziehe. So wurde die Vernunft zu einem metaphysischen Vermögen im Unterschied vom Verstande, dessen Begriffe immer auf die Erfahrungen des äußeren oder inneren Sinnes beschränkt bleiben. Eine Vermittlung zwischen beiden Formen des Begriffs konnte man darin finden, daß sich die allgemeinen Vernunftwahrheiten als die letzten Vordersätze betrachten ließen, von denen die Vernunftschlüsse ausgehen, wie Leibniz an dem Beispiel der mathematischen Demonstrationen erläuterte [1]. In diesem doppeldeutigen Sinne wurde dann die Vernunft von den Psychologen als das Vermögen definiert, durch das wir den Zusammenhang der allgemeinen Wahrheiten einsehen [2]. Kant ging zunächst von der ersten jener Auffassungen aus, welche den Verstand als das Vermögen der Begriffe, die Vernunft als das Schlußvermögen betrachtet. Es mochte ihm um so näher liegen, den hierin angebahnten Versuch einer Gliederung des oberen Erkenntnisvermögens nach Anleitung der Logik vollends durchzuführen, als ihm Ähnliches bereits in der Ableitung der Kategorien geglückt war. Da zwischen Begriff und Schluß das Urteil steht, so nahm er also zwischen Verstand und Vernunft als mittleres Vermögen die Urteilskraft an. Nun hatte aber Kant in seinem kritischen Hauptwerk die beiden Seiten des Vernunftbegriffes in eine tiefere Beziehung zu bringen gesucht, indem er darauf hinwies, daß die Vernunft, wie sie in dem Schlusse ein Urteil unter seine allgemeine Regel subsumiere, so auch diese Regel wieder unter eine höhere Bedingung unterordnen müsse, bis sie endlich bei dem Unbedingten angelangt sei. Die Idee des Unbedingten in ihren verschiedenen Formen blieb somit als Eigentum der Vernunft übrig, während alle Begriffe und Grundsätze a priori, aus denen die Vernunft als Schlußvermögen einzelne Urteile ableitet, und die die frühere Philosophie zum Teil ebenfalls der reinen Vernunfterkenntnis zugerechnet hatte, ausschließliches Eigentum des Verstandes wurden. So geriet die Vernunft bei Kant in eine eigentümliche Doppelstellung: als Schlußvermögen war sie gewissermaßen die Dienerin des Verstandes, welche die von letzterem aufgestellten Begriffe und Grundsätze anzuwenden hatte; als Vermögen der Ideen war sie dagegen, als durchaus auf transzendente Grundsätze gerichet, weit über dem Verstande erhaben, der, nur dem empirischen Zusammenhang der Erscheinungen zugekehrt, der Vernunftidee höchstens als einem regulativen Prinzip folgen soll, das ihm die Richtung nach einer Zusammenfassung der Erscheinungen in ein absolutes Ganzes vorschreibe, von welcher der Verstand selbst keinen Begriff besitze. Was aber hier die Vernunft als Erzeugerin

[1] Opera philos. ed. Erdmann, S. 393.
[2] Wolff, Psychologia empirica, § 483.

der Ideen des Unbedingten an Erhabenheit gewann, das verlor sie durch ihre gänzliche Unfruchtbarkeit für die Erkenntnis. Selbst das regulative Prinzip, das sie angeblich dem Verstande an die Hand gibt, ist in Wirklichkeit nicht in ihren Ideen, sondern schon in ihrer Tätigkeit als Schlußvermögen enthalten, welches zu jedem Urteil die Aufsuchung der Prämissen fordert. Weiter reicht die Betätigung der Vernunft als regulatives Prinzip des Verstandes nirgends. Sobald sie eine Seelensubstanz oder eine höchste Endursache u. dgl. annimmt, wird sie konstitutiv, mag auch eine solche Annahme nur als Hypothese zur Verknüpfung der Erscheinungen eingeführt und die Absicht, damit einen wirklichen Erkenntnisbegriff bezeichnen zu wollen, noch so sehr zurückgewiesen werden. Entzieht man nun den Vernunftideen diese letzte erkenntnistheoretische Bedeutung, so bleibt gar nichts übrig als die Tatsache der Existenz jener Ideen, der jedoch sogleich die Warnung mitgegeben wird, daß man sich hüten müsse, hieraus auf die Existenz ihrer Urbilder zu schließen oder überhaupt irgend einen theoretischen Gebrauch von ihnen zu machen. Bekanntlich hat aber KANT die konstitutive Bedeutung, welche die Vernunftideen auf theoretischem Gebiete nicht besitzen, ihnen für den praktischen Gebrauch vorbehalten. In diesem machen sich nach seiner Ansicht Grundsätze a priori geltend, die durch die imperative Form, in der sie Gehorsam fordern, ihre eigene Wahrheit sowie die Wahrheit der Idee, aus der sie entspringen, der Freiheit des Willens, beweisen und eben damit auch wenigstens die Möglichkeit der andern Vernunftideen dartun sollen[1]. Wie der Verstand für die Erkenntnis, so ist demnach die Vernunft gesetzgebend für das Begehrungsvermögen. Man sieht leicht, daß hier von der Vernunft nur in ihrer zweiten Bedeutung als dem Vermögen der Ideen die Rede sein kann. Die praktische Verwirklichung der Freiheitsidee in dem Sittengebot entscheidet den in den Antinomien der reinen Vernunft geführten Streit zwischen Freiheit und Notwendigkeit zugunsten der ersteren[2]. Betrachtet man jedoch den Antinomienstreit bloß theoretisch und erwägt man, daß derselbe in der Vernunft als dem Schlußvermögen seinen Grund hat, das zu jeder Folge eine Bedingung zu finden fordert, so kann nicht zweifelhaft sein, daß im rein theoretischen Betracht die Antithese Recht behält, die nirgends bei einem Anfang der Reihe der Bedingungen anzuhalten gestattet und demnach jene Idee des Unbedingten als eine bloße Fiktion erscheinen läßt, welche die Vernunft sich erlaubt, um die Totalität der Bedingungen auszudrücken, ohne deshalb aber zu gestatten, daß in dem Aufsteigen von Bedingung zu Bedingung jemals ein Halt gemacht werde. In der Tat gibt auch KANT selbst, obgleich er anscheinend den Streit unentschieden läßt, nachträglich der Antithese Recht, indem er die Vereinigung des Sittengesetzes und des Naturgesetzes nur dadurch für möglich erklärt, daß das erstere für den Menschen an sich selbst, das letztere aber für ihn als Erscheinung Gültigkeit besitze[3], wobei freilich die Frage schwierig bleibt, wie der Mensch als Noumenon doch auch wieder zum Phänomenon werden könne, da ja die Idee der Freiheit in ihrer praktischen Betätigung als Kausalität in der Reihe der Erscheinungen auftritt.

Somit ist KANT zu der ihm eigentümlichen Anwendung der drei Teile

---

[1] Kritik der prakt. Vernunft, S. 106. Werke, VIII.
[2] Kritik der reinen Vernunft, S. 353.
[3] Kritik der prakt. Vernunft, S. 109.

des oberen Erkenntnisvermögens auf die drei Hauptvermögen der Seele zunächst durch die Beziehung geführt worden, in die sich ihm die Vernunft zum Begehrungsvermögen setzte. Da nun der Verstand ohnehin schon in der früheren Psychologie mit dem Erkenntnisvermögen selbst sich deckte, so blieb für das zwischen Erkennen und Begehren stehende Gefühl nur die in ähnlicher Weise zwischen dem Begriffs- und Schlußvermögen stehende Urteilskraft übrig. Daß bei der Beziehung der letzteren auf das Gefühl in erster Linie diese Analogie maßgebend gewesen ist, geht aus allen Begründungen hervor, die KANT seinem Gedanken gegeben hat[1]. Nimmt man nun hinzu, daß anderseits die Vernunft als Schlußvermögen, als welches sie doch in jene Dreigliederung des oberen Erkenntnisvermögens eingeht, in gar kein Verhältnis zu dem Begehren gesetzt werden kann, sondern daß dieses erst aus der praktischen Bedeutung einer der transzendenten Vernunftideen hervorgeht, so erhellt ohne weiteres, wie die ganze Beziehung der drei Grundkräfte der Seele auf die drei wesentlichen in der formalen Logik zum Ausdruck kommenden Betätigungen der Erkenntniskraft durchaus nur das Produkt eines künstlichen Schematisierens nach Anleitung logischer Formen ist. Der Schematismus hat aber im vorliegenden Falle auch auf die Auffassung der Seelenvermögen seine Rückwirkung geübt, indem KANT seine drei Hauptvermögen überhaupt nur in ihren höheren Äußerungen berücksichtigt. Wenn es schon zweifelhaft ist, ob das erste Vermögen in der Gesamtheit seiner Erscheinungen passend unter dem Namen der Erkenntnis zusammengefaßt werde, so leidet es gar keinen Zweifel, daß die Beschränkung des Lust- und Unlustgefühls auf das ästhetische Geschmacksurteil und die Beziehung des Begehrungsvermögens auf das Ideal des Guten nicht geeignet sind, einer rein psychologischen Betrachtung zum Ausgangspunkt zu dienen. So bleibt als das eigentliche Resultat der psychologischen Untersuchungen KANTS die ihn von WOLFF und seiner Schule unterscheidende Behauptung einer ursprünglichen Verschiedenheit des Erkennens, Fühlens und Begehrens. Seine Beziehung derselben auf die drei Stufen des Erkennens dagegen enthält, da sie selbst in ihrer Anwendung auf die höheren Gefühle und Strebungen auf einer zweifelhaften Grundlage ruht, für die Gesamtheit der psychischen Erscheinungen aber völlig unanwendbar ist, nur ein beachtenswertes Zeugnis der Tatsache, daß auch die schärfste Spezifikation der Seelenerscheinungen wieder nach einem vereinigenden Prinzip sucht, und daß sich hierzu vorzugsweise das Erkennen zu empfehlen scheint.

Gegen die Form, welche die Theorie der Seelenvermögen vorzugsweise bei WOLFF und KANT angenommen, hat HERBART seine Kritik gerichtet. Der wesentliche Inhalt derselben läßt sich in die folgenden zwei Haupteinwände zusammenfassen: Die Seelenvermögen sind erstens bloße Möglichkeiten, die dem Tatbestand der inneren Erfahrung nichts hinzufügen. Nur die einzelnen Tatsachen der letzteren, die einzelne Vorstellung, das einzelne Gefühl usw., kommen der Seele wirklich zu. Eine Sinnlichkeit vor der Empfindung, ein Gedächtnis vor dem Vorrat, den es aufbewahrt, gibt es nicht; jene Möglichkeitsbegriffe können daher auch nicht gebraucht werden, um die Tatsachen aus ihnen abzuleiten[2]. Die Seelenvermögen sind zweitens Gattungsbegriffe, welche durch vorläufige Abstraktion aus der innern Er-

[1] Kritik der Urteilskraft, S. 15.
[2] HERBART, Werke, Bd. 5, S. 611.

fahrung gewonnen sind, dann aber zur Erklärung dessen verwandt werden, was in uns vorgeht, indem man sie zu Grundkräften der Seele erhebt[1]. Beide Einwände erstrecken sich scheinbar über ihr nächstes Ziel hinaus, denn sie treffen Methoden wissenschaftlicher Erklärung, die fast in allen Naturwissenschaften Anwendung gefunden haben. Auch die physikalischen Kräfte existieren nicht an und für sich, sondern nur in den Erscheinungen, die wir als ihre Wirkungen bezeichnen; vollends die physiologischen Vermögen, Ernährung, Kontraktilität, Sensibilität usw., sind nichts als »leere Möglichkeiten«. Ebenso sind Schwere, Wärme, Assimilation, Reproduktion usw. Gattungsbegriffe, abstrahiert aus einer gewissen Zahl übereinstimmender Erscheinungen, welche in ähnlicher Weise wie die Gattungsbegriffe der inneren Erfahrung in Kräfte oder Vermögen umgewandelt worden sind, die nun zur Erklärung der Tatsachen selber dienen sollen. Wenn wir Empfinden, Denken usw. Äußerungen der Seele nennen, so scheint in der Tat der Satz, die Seele besitze das Vermögen zu empfinden, zu denken usw., der unmittelbare Ausdruck einer Begriffsbildung, die wir überall da vollziehen, wo ein Gegenstand Wirkungen zeigt, für die wir in ihm selbst Ursachen voraussetzen müssen. Wider diese Anwendung des Kraftbegriffs im allgemeinen hat nun auch HERBART nichts einzuwenden. Aber er unterscheidet von der Kraft das Vermögen. Kraft setze man überall voraus, wo man den Erfolg als unausbleiblich unter den gehörigen Bedingungen ansehe. Von einem Vermögen rede man dann, wenn ein Erfolg beliebig eintreten oder auch ausbleiben könne[2].

Gegen diese Unterscheidung hat man vielleicht mit Recht geltend gemacht, daß sie sich auf einen Begriff des Vermögens stütze, welcher der unwissenschaftlichsten Form der psychologischen Vermögenstheorie entnommen sei[3]. Dennoch muß zugegeben werden, daß jener Unterschied der Bezeichnung nicht bedeutungslos ist. Der Begriff der Kraft hat durch die Entwicklung der neueren Naturwissenschaft die Bedeutung eines Beziehungsbegriffs erhalten, der überall auf wechselseitig sich bestimmende Bedingungen zurückführt, und der in sich zusammenfällt, sobald man die eine Seite der Bedingungen hinwegnimmt, aus deren Zusammenwirken die Äußerung der Kraft hervorgeht. Ein richtig gebildeter Kraftbegriff ist es also z. B., wenn alles Streben zur Bewegung, das auf der Beziehung der Körper zu einander beruht, aus einer Gravitationskraft abgeleitet wird, durch welche die Körper wechselseitig ihre Lage im Raume bestimmen. Ein voreiliger Kraftbegriff aber ist es, wenn man die Fallerscheinungen auf eine jedem Körper an und für sich innewohnende Fallkraft zurückführt. Sobald man in dieser Weise die in einem gegebenen Objekt vorhandenen Bedingungen gewisser Erscheinungen in eine dem Objekt zukommende Kraft umwandelt, ohne sich auch nach den äußeren Bedingungen umzusehen, so fehlt es offenbar an jedem Maßstabe, um zu entscheiden, ob eine Verschiedenheit der Wirkungen desselben Objekts von einer Verschiedenheit der in ihm vorhandenen oder aber der äußeren Bedingungen herrühre. Es wird daher bald Getrenntes vereinigt, bald — und dies ist der häufigere Fall — Zusammengehöriges geschieden. So sind manche der Kräfte, welche die ältere Physiologie unterschied, Zeugungs-, Wachstums-,

---

[1] HERBART, Werke, Bd. 7, S. 214.
[2] Werke, Bd. 7, S. 610.
[3] J. B. MEYER, Kants Psychologie, S. 116.

Bildungskraft usw., ohne Zweifel nur Äußerungen der nämlichen Kräfte unter verschiedenen Verhältnissen, und in bezug auf die letzten Spezifikationen, zu denen die Lehre von den Seelenvermögen geführt hat, z. B. die Unterscheidung von Wort-, Zahl-, Raumgedächtnis u. dgl., wird das nämliche wohl allgemein zugestanden. Ähnlich erklärte die ältere Physik die Erscheinungen der Schwere aus mehreren Kräften: den Fall aus einer Fallkraft, die Barometerleere aus dem »horror vacui«, die Planetenbewegungen aus unsichtbaren Armen der Sonne oder Cartesianischen Wirbeln. Indem von den äußeren Bedingungen der Erscheinungen abstrahiert wird, entsteht außerdem leicht jener falsche Begriff eines Vermögens, das auf die Gelegenheit seines Wirkens wartet: die Kraft wird zu einem mythologischen Wesen. Der Psychologie würde also Unrecht geschehen, wenn man bloß sie dieser Verirrung anklagte. Aber sie hat vor den Naturwissenschaften das eine voraus, daß diese ihr vorgearbeitet haben, indem durch sie jene allgemeinen Begriffe, die der äußeren und inneren Erfahrung gemeinsam angehören, von den Fehlern früherer Entwicklungsstufen des Denkens gereinigt sind. Dieser Vorteil schließt zugleich die Verpflichtung in sich von ihm Gebrauch zu machen.

Mit der Einsicht in die Unhaltbarkeit der Vermögenstheorie verband sich bei Herbart schon die Überzeugung, daß die psychischen Prozesse als einheitliche Vorgänge aufzufassen seien. Aber er glaubte diesem Einheitsbedürfnis dadurch entsprechen zu können, daß er unter allen jenen Abstraktionserzeugnissen der gewöhnlichen Psychologie eines bevorzugte, die Vorstellung, die er allein als den eigentlichen bleibenden Inhalt der Seele betrachtete, während alle anderen Elemente, wie Gefühle, Affekte, Triebe, bloß aus den momentanen Wechselwirkungen der Vorstellungen hervorgehen sollten. Die Grundlagen dieser Anschauung sind, wie wir später sehen werden, durchaus hypothetisch, und sie scheitern in ihren Folgerungen überall an dem Widerspruch mit der exakten Analyse der Erfahrung.

3. Psychologische Methoden.

Als kennzeichnend für die wissenschaftliche Psychologie der Gegenwart ist oben (S. 5) bereits der Anwendung zweier Methoden gedacht worden, die zugleich die glückliche Eigenschaft besitzen, sich wechselseitig bei der Lösung der Probleme zu ergänzen. Die eine dieser Methoden ist die experimentelle: sie besteht in der willkürlichen Erzeugung und Veränderung des der Untersuchung unterzogenen psychischen Vorganges; die zweite nennen wir kurz die völkerpsychologische: sie besteht in der kausalen Analyse der ohne Einfluß des Beobachters entstandenen allgemeingültigen Geisteserzeugnisse und ihrer Entwicklung. Die experimentelle Methode wendet sich ausschließlich an das individuelle Bewußtsein; die völkerpsychologische bedient sich des letzteren nur insofern, als in ihm die in der menschlichen Gemeinschaft, der es angehört, wirksamen psychischen Kräfte zur Äußerung kommen. Was an solchen komplexen Erzeugnissen, wie sie Sprache, Kunst, Mythus, allgemeine

Willensnormen darbieten, dem Einzelnen spezifisch angehört, das steht unter so unabsehbar verwickelten Bedingungen und ist überdies so sehr von der Überlieferung und Umgebung bestimmt, daß die Psychologie, will sie irgendwie hoffen, den psychologischen Gesetzen solcher komplexer geistiger Vorgänge auf die Spur zu kommen, auf Erscheinungen angewiesen bleibt, die durch ihre allgemeinere Verbreitung die Auffindung ihrer Entstehungsbedingungen erleichtern, während zugleich die Scheidung der einzelnen Völker und Völkergruppen durch die hier von selbst sich darbietende Variation der Bedingungen die Feststellung kausaler psychologischer Momente erleichtert, anderseits aber es gestattet, das allgemein Menschliche von den einer spezifischen Entwicklungsrichtung angehörenden Erscheinungen zu sondern. Nach alledem können experimentelle Psychologie und Völkerpsychologie zwar selbstverständlich in der Untersuchung und Darstellung gesondert werden, gerade so gut wie man in anderen Gebieten solche Scheidungen ausführt und aus praktischen Gründen ausführen muß. An sich handelt es sich aber hier vom Standpunkt psychologischer Methodik aus nicht sowohl um verschiedene Teile als um verschiedene Hilfsmittel, die sich in dem Sinne ergänzen, daß der experimentellen Analyse die einfacheren psychischen Phänomene, der völkerpsychologischen die komplexeren zufallen. Daß sich das Experiment an den individuellen Menschen, die völkerpsychologische Untersuchung an gewisse, in der Regel durch die Völkergrenzen bestimmte Kollektiverscheinungen wendet, liegt nicht sowohl in dem allgemeinen psychologischen Zweck, der schließlich für beide derselbe ist, als vielmehr in den Bedingungen begründet, die je nach der einfacheren oder zusammengesetzteren Natur der Erscheinungen der Untersuchung gestellt sind. Eine wissenschaftliche Psychologie außerhalb der Grenzen der experimentellen und der völkerpsychologischen Methode gibt es, seitdem beide überhaupt der psychologischen Beobachtung dienstbar geworden sind, nicht mehr. Auch die Psychologie des Kindes und die Tierpsychologie sehen sich um so mehr auf eine experimentelle Variierung der Bedingungen der Beobachtung angewiesen, als die Schwierigkeiten der psychologischen Untersuchung zunehmen, wo wir auf die Beobachtung objektiver Lebensäußerungen beschränkt sind. Natürlich schließt das nicht aus, daß man auch ohne experimentelle Hilfe interessante Tatsachen beobachten kann. Aber das verhält sich hier nicht anders als etwa in der Physik, Chemie oder in andern experimentellen Disziplinen. Der Charakter einer Wissenschaft wird überall durch diejenigen Methoden bestimmt, die zur Gewinnung der grundlegenden Ergebnisse dienen, ohne die auch die auf anderem Wege gesammelten Beobachtungen zusammenhanglos bleiben würden. Experimentelle und Völkerpsychologie bewähren sich aber außerdem

insofern als verschiedene, nach dem Grad der Komplikation der Erscheinungen abgestufte Methoden, als man keinen Schritt in dem Verständnis der völkerpsychologischen Erscheinungen tun kann, ohne von der experimentellen Psychologie auszugehen. So ruht die Psychologie der Sprache zunächst auf der der Ausdrucksbewegungen, so die Psychologie der Kunst und des Mythus auf den schon inmitten der Sinneswahrnehmung sich regenden Äußerungen der Phantasietätigkeit, so endlich die Psychologie der Sitte auf den individuellen Triebhandlungen und Willensvorgängen.

Für das Verständnis und die richtige Anwendung der experimenellen wie der völkerpsychologischen Methode ist daher das Verhältnis beider zur unmittelbaren subjektiven Wahrnehmung der Bewußtseinsvorgänge oder zur »Selbstbeobachtung« von entscheidender Bedeutung. Darf dieser Ausdruck überhaupt nicht dazu verführen, die Bedingungen der subjektiven mit denen der objektiven Beobachtung zu verwechseln, so ist nicht minder zu beachten, daß jene Bedingungen, die für die Selbstbeobachtung innerhalb der gewöhnlichen, nicht durch objektive Hilfsmittel unterstützten Erfahrung gelten, auch dem Experiment und der völkerpsychologischen Vergleichung gegenüber im allgemeinen bestehen bleiben. Diese Bedingungen beruhen aber hauptsächlich darauf, daß die Selbstbeobachtung ein Verhalten fordert, das dem der objektiven Beobachtung entgegengesetzt ist. Um einen äußeren Gegenstand genau zu beobachten, müssen wir so intensiv wie möglich unsere Aufmerktamkeit auf ihn richten. Um einen Bewußtseinsvorgang zu beobachten, dürfen wir unsere Aufmerksamkeit in der Regel nicht auf ihn richten: wir müssen ihn da, wo er ungewollt sich einstellt, zu erhaschen und dann in der Einnerung uns möglichst deutlich zu vergegenwärtigen suchen. Während also bei der objektiven Beobachtung die Aufmerksamkeit den Vorgang fortwährend begleitet, kann sie ihm bei der subjektiven Beobachtung meist erst nachfolgen, und auch dann noch bringt das Einsetzen der Aufmerksamkeit den natürlichen Verlauf der Prozesse zum Stillstand, so daß die Beobachtung eines einzelnen Teiles eines zusammengesetzten Vorganges die gleichzeitige Beobachtung anderer Teile desselben ausschließt. Diese allgemeine Bedingung der Selbstbeobachtung wird weder durch die experimentellen noch durch die völkerpsychologischen Methoden ganz aufgehoben. Auch bei dem Experiment können wir nur da der Selbstbeobachtung vertrauen, wo sich die Erscheinungen ungewollt und ohne besondere Richtung der Aufmerksamkeit auf sie der unmittelbaren Wahrnehmung darbieten. Das Experiment gewährt nur den großen Vorteil, daß wir erstens nicht auf den zufälligen Eintritt eines Bewußtseinsvorganges zu warten brauchen, sondern diesen willkürlich herbeiführen können, und daß wir zweitens die Bedingungen seines Eintritts zu variieren und uns so infolge der dabei

eintretenden Veränderungen der Vorgänge entweder unmittelbar oder in der nachfolgenden Erinnerung ihre Unterschiede genauer vergegenwärtigen können. Bei allem dem bleibt jedoch eine der physikalischen einigermaßen gleichmäßige Anwendung des psychologischen Experiments auf jene Grenzfälle eingeschränkt, wo das Problem selbst die unmittelbare Richtung der Aufmerksamkeit auf die zu beobachtenden psychischen Inhalte mit sich bringt, und wo gleichzeitig die willkürliche Veränderung dieser durch äußere Einwirkungen möglich ist. Diese Grenzfälle gehören hauptsächlich der Psychologie der Empfindung und der Vorstellungsbildung an. Hier ist es die unmittelbare Objektivierung dieser psychischen Inhalte, die mit den Objekten auch die Empfindungen und Vorstellungen selbst der willkürlichen Beeinflussung zugänglich macht. Nicht anders verhält es sich mit den völkerpsychologischen Methoden. Die ethnologischen Tatsachen sind objektiv gegeben, und sie lassen sich nach den allgemeinen Prinzipien der vergleichenden Methode verknüpfen und in Entwicklungsreihen ordnen. Aber ein psychologisches Verständnis läßt sich nur an der Hand der Selbstbeobachtung gewinnen, die natürlich dazu um so geeigneter sein wird, je mehr sie sich mit Hilfe der experimentellen Methode geschärft hat und in die elementaren Prozesse eingedrungen ist, die hier wie überall die Grundlagen der zusammengesetzteren bilden. In dieser Vorschule der Selbstbeobachtung kann dann auch der Völkerpsychologe diejenige Fähigkeit sich aneignen, die ihm vor allen anderen not tut: sich in völlig fremde Bewußtseinslagen und in weit zurückliegende Entwicklungsstufen des menschlichen Daseins hineinzudenken. Je verwickelter die geistigen Vorgänge werden, eine je längere Entwicklung sie also voraussetzen, um so mehr bedürfen sie der ethnologischen Vergleichung; und diese Vergleichung bedarf wiederum, wenn sie fruchtbar werden soll, des Zusammenwirkens mit der an den Problemen der individuellen Psychologie geübten Selbstbeobachtung. Eine solche Verbindung zu vermitteln ist eben der Beruf der Völkerpsychologie, deren Aufgabe einer Erforschung der zusammengesetzteren geistigen Vorgänge darum weder durch die Ethnologie oder Geschichte noch auch durch die auf das Einzelbewußtsein beschränkte experimentelle Psychologie gelöst werden kann. Vielmehr verbietet hier die Natur der Probleme ebenso die Beschränkung auf die objektive Betrachtung der geistigen Erzeugnisse wie die einseitige Verwertung subjektiver Wahrnehmungen. So waren die Sprachforscher von ihrem Standpunkte aus geneigt anzunehmen, Sprechen und Denken seien untrennbar verbundene Vorgänge, während schon die oberflächlichste Selbstbeobachtung lehren kann, daß dies ein Irrtum ist. Ebenso verfehlt ist es aber, wenn umgekehrt der experimentelle Psychologe allein auf Grund der subjektiven Beobachtung den psychologischen

Vorgang des Denkens erforschen will. Er wird in diesem Fall fast unvermeidlich in jene berüchtigte Art der Selbstbeobachtung zurückverfallen, bei der man in dem Bemühen, sich selbst zu beobachten, begreiflicherweise überhaupt nichts beobachtete.

Da die Völkerpsychologie außerhalb der Grenzen der folgenden, sich auf die relativ einfacheren Phänomene des individuellen Bewußtseins beschränkenden Darstellung liegt, so beschäftigen wir uns hier nur mit der experimentellen Methode in den ihr durch die Eigenart der seelischen Vorgänge und die äußeren Verhältnisse ihrer Entstehung gesetzten Bedingungen. Dabei muß naturgemäß alles, was spezielle Hilfsmittel und Verfahrungsweisen und demnach selbst schon eine Kenntnis der zu untersuchenden Erscheinungen voraussetzt, der Einzeldarstellung vorbehalten bleiben. Hier kann es nur unsere Aufgabe sein, die allgemeinen Gesichtspunkte hervorzuheben, die für die Anwendung des psychologischen Experimentes maßgebend sind, sowie die allgemeinen Richtungen, nach denen sich demgemäß dieses in gewisse, aus der Natur der psychologischen Beobachtung sich ergebende Gruppen von Methoden scheidet.

Zunächst sind alle diese Methoden dadurch bestimmt, daß die psychologische Beobachtung durch äußere, physische Einwirkungen auf das Subjekt oder durch ebensolche Reaktionen desselben teils überhaupt erst möglich gemacht, teils in ihren Ergebnissen kontrolliert werden muß. Insofern solche physische Hilfsmittel, sei es in gewissen genau nach Intensität, Qualität und Ort der Einwirkung zu variierenden Sinnesreizen, sei es in physischen Funktionsäußerungen, die an dem Subjekt selbst den zu beobachtenden psychischen Vorgang begleiten, zu jedem psychologischen Experiment erforderlich sind, kann daher dieses auch ein psycho-physisches genannt werden. Dabei ist jedoch zu bedenken, daß, solange man die physischen Hilfsmittel lediglich zu dem Zweck der Untersuchung der psychischen Erscheinungen und ihres Zusammenhangs selbst anwendet, der eigentliche Charakter desselben ebenso ein psychologischer bleibt, wie etwa die elektrischen, thermischen und sonstigen physikalischen Einwirkungen, deren man sich bei chemischen Untersuchungen bedient, diese noch nicht zu physikalischen machen. Das psycho-physische Experiment in jenem allgemeinsten Sinne, in dem es alle Beobachtungen umfaßt, bei denen sich physische und damit irgendwie funktionell verbundene psychische Vorgänge begleiten, hat darum zwei Richtungen, je nachdem der Zweck der Untersuchung auf der psychischen oder physischen Seite liegt. So fallen z. B. Experimente über Farbenerregungen in das Gebiet der physiologischen Methodik, solange man etwa durch sie Aufschluß über die photo-

chemischen Netzhautprozesse gewinnen will und dabei die Änderungen der Empfindung benützt, um aus ihnen auf physiologische Vorgänge zurückzuschließen, deren direkte Untersuchung entweder überhaupt unmöglich oder doch so schwierig ist, daß die Empfindung hier wohl allezeit das bequemste symptomatische Hilfsmittel bleiben wird. Umgekehrt kann man durch die gleiche Versuchsweise das System der Licht- und Farbenempfindungen nach seinen rein subjektiven Eigenschaften erforschen wollen, wo nun die Analyse der Empfindungen der herrschende Zweck, die angewandte physiologische Methode bloß ein äußeres Hilfsmittel ist. Im Sinne dieses Zweckes wird man also dort das Experiment ein physiologisches, hier ein psychologisches nennen. Daß eine und dieselbe Versuchsweise möglicherweise diesen doppelten Zweck haben kann, ist wiederum darin begründet, daß die Lebenserscheinungen überhaupt und insonderheit die menschlichen physische und psychische Vorgänge zugleich umfassen. Indem jedem dieser Vorgänge nicht sowohl verschiedene Objekte als vielmehr abweichende Standpunkte der Betrachtung, dort der objektive der Naturwissenschaft, hier der subjektive der Psychologie, entsprechen, ergibt sich zugleich, daß alle experimentellen Methoden, die in diesem Sinne psychophysischer Natur sind, nach dem Zweck, den sie verfolgen, entweder der Psychologie oder der Physiologie angehören.

Nun zerfallen die physischen Hilfsmittel, deren wir uns bei dem psychologischen Experiment zur willkürlichen Herbeiführung oder Beeinflussung der zu beobachtenden psychischen Vorgänge bedienen, nach der Natur dieser Hilfsmittel in zwei wesentlich verschiedene Gruppen. Bei der einen handelt es sich darum, die psychischen Vorgänge von außen zu beeinflussen. Dazu bedarf es stets irgendwelcher physischer Reize, die man entweder zur Hervorrufung eines Vorgangs oder zur Veränderung desselben während seines Ablaufs anwenden kann. Bei der anderen Gruppe werden bestimmte körperliche Lebensäußerungen des der psychologischen Untersuchung unterworfenen Subjektes als äußere Merkmale der psychischen Vorgänge verwertet. Hiernach kann man die sämtlichen Methoden der experimentellen Psychologie zunächst in Reiz- oder Eindrucksmethoden und in Ausdrucksmethoden scheiden. Da beide sowohl nach ihren Hilfsmitteln wie im allgemeinen nach ihren Zwecken voneinander abweichen, so lassen sich nun aber auch beide zu einer gemischten Methode kombinieren: man erzeugt oder verändert einen psychischen Vorgang durch einen einwirkenden Reiz und beobachtet dann mit Hilfe irgendwelcher Ausdrucksbewegungen der Versuchsperson den Verlauf oder die Wirkungen, die infolge der durch den Reiz ausgelösten psychischen Prozesse eintreten. Wir wollen

diese kombinierte Methode, da es sich bei ihr stets um eine nach gewissen psychischen Zwischenvorgängen eintretende körperliche Reaktion handelt, die Reaktionsmethode nennen. Sie erscheint, insofern sie gewissermaßen von zwei Seiten her des psychischen Vorgangs Herr zu werden sucht, den beiden einseitigen Methoden überlegen; infolge der Schwierigkeiten der Probleme, auf die sie Anwendung findet, steht sie trotzdem hinter der einfachen Eindrucksmethode zurück. Zu diesen drei Fundamentalmethoden kommt endlich noch eine vierte Gruppe, die allerdings auf eine selbständige Stellung keinen Anspruch erheben kann, sondern nur als Bestandteil in die Reizmethode eingeht, die aber wegen der Eigentümlichkeiten der Größenmessung auf psychischem Gebiet, eine besondere Erörterung erheischt: die psychischen Maßmethoden. Indem sie sich die allgemeine Aufgabe stellen, psychische Phänomene, mögen es nun Intensitäten oder Qualitäten von Empfindungen und Gefühlen oder irgendwelche extensive Raum- und Zeitvorstellungen oder andere komplexere Bewußtseinsinhalte sein, quantitativ zu vergleichen und eventuell Gesetze solcher Maßbeziehungen zu finden, ist auch der Zweck dieser Methoden an sich ein rein psychologischer, während doch die Untersuchung überall auf objektive Hilfsmittel angewiesen ist, die im allgemeinen mit denen der Reizmethode zusammenfallen, nur daß dabei natürlich in besonderem Grade auf die Möglichkeit einer quantitativen Bestimmung sowohl der zu Hilfe gezogenen physischen Reizmittel wie der psychischen Vorgänge selbst Rücksicht zu nehmen ist. Im ganzen verhält es sich hiernach mit allen psychischen Maßmethoden nicht anders als wie mit den messenden Methoden der Naturwissenschaft: sie können sich mit jeder anderen Methode verbinden, und sie müssen es tun, sobald die Untersuchung auf eine Feststellung exakter gesetzmäßiger Beziehungen der Erscheinungen ausgeht.

1. Die Reiz- oder Eindrucksmethode ist, wie der Begriff des Reizes selbst, aus der Physiologie in die experimentelle Psychologie hinübergewandert. Wie der Physiologe physikalische oder chemische Reize anwendet, um nach Willkür Nervenerregungen, Muskelzuckungen oder Drüsensekretionen hervorzubringen, so bedarf der Psychologe äußerer Reize, um bestimmte psychische Vorgänge, seien es nun Empfindungen oder Gefühle, Vorstellungen oder beliebige Zusammensetzungen und Verlaufsformen der letzteren in dem ihm für die Beobachtung günstig scheinenden Moment zu erzeugen oder abzuändern. Hieraus ergibt sich schon, daß durch die ausgedehnte Anwendung, welche die Reizmethode als die wichtigste Fundamentalmethode erfahren hat, auch der Begriff des Reizes in der Psychologie ein weiterer geworden ist. Er begreift hier einfache wie zusammen-

gesetzte Einwirkungen in sich. Bedürfen wir naturgemäß nur einfacher physikalischer oder chemischer Reize, um einfache Empfindungen oder Gefühle hervorzurufen, so müssen wir kompliziertere Einwirkungen anwenden, wenn es sich etwa um verwickelte Vorstellungen oder Affekte handelt. In allen diesen Fällen ist aber der Wert der Reizmethode und ihrer Resultate davon abhängig, daß der Reiz eine möglichst eindeutig und unmittelbar an seine Einwirkung gebundene Veränderung des psychischen Zustandes hervorbringt. Diese Bedingung schließt die andere ein, daß der Reiz und der durch ihn ausgelöste psychische Vorgang oder die durch ihn entstehende Veränderung eines solchen einander regelmäßig zugeordnet sind. So können z. B. ein Sinnesreiz und die durch ihn erregte Empfindung, ein Raumobjekt oder eine objektiv gegebene Zeitstrecke und die entsprechenden Raum- und Zeitvorstellungen einander eindeutig und regelmäßig zugeordnet sein. Veränderungen dieser Empfindungen und Vorstellungen infolge von objektiven Variationen der entsprechenden Reize oder auch bei unveränderter Beschaffenheit derselben können daher einen experimentellen psychologischen Wert besitzen. Schon bei den solche Empfindungen und Vorstellungen begleitenden Gefühlen und Affekten trifft jedoch diese Bedingung entweder gar nicht oder nur sehr unvollkommen zu, daher man in diesem Fall womöglich die Ausdrucksmethoden zu Hilfe nimmt. Noch unzuverlässiger wird natürlich die Reizmethode, wenn man nicht die Variationen der durch den Reiz hervorgerufenen oder wenigstens mit einer annähernden Regelmäßigkeit mit ihm verbundenen Vorgänge, sondern irgendwelche andere Prozesse studieren will, bei denen jener Zusammenhang überhaupt fraglich ist. In diesem Fall kann sich die Reizmethode geradezu in eine gewöhnliche Selbstbeobachtung unter erschwerenden Umständen umwandeln. So ist z. B. zu erwarten, daß ein komplizierter ästhetischer Eindruck, den man nach dem bei der Reizmethode gewöhnlich befolgten Verfahren eine gemessene kurze Zeit einwirken läßt, ungünstigere Bedingungen für die Analyse der ästhetischen Gefühle mit sich führen wird als die gewöhnliche Betrachtung ästhetisch wirksamer Objekte. Ebenso ist es kein Experiment im wissenschaftlichen Sinne, wenn man jemanden in hypnotischen Schlaf versetzt, oder wenn man eine Frage an ihn richtet, über die er nachdenken soll, und dann von ihm verlangt, daß er die dabei gehabten inneren Erlebnisse mitteile. Vielmehr handelt es sich hier überall nur um Selbstbeobachtungen von zweifelhaftem Werte, deren Zuverlässigkeit durch den äußeren Zwang, unter dem sie stattfinden, nicht vermehrt, sondern vermindert wird.

Die Bedingung der möglichst eindeutigen und regelmäßigen Beziehung zwischen dem Reiz und dem psychischen Vorgang bringt es viel-

mehr mit sich, daß die Reizmethode in ihrer isolierten Anwendung auf relativ einfache, den objektiven Bewußtseinsinhalten zugehörige psychische Vorgänge, also auf Empfindungen und einfachere Raum- und Zeitvorstellungen angewiesen bleibt. Innerhalb dieser Grenzen sind dann aber wieder drei Verfahrungsweisen möglich, nämlich: a) die Variation des Reizes, b) die Zerlegung einer komplexen Reizeinwirkung in einzelne ihrer Teile, und c) umgekehrt der Übergang von einfachen zu komplexen Reizen mittels der Verbindung der ersteren. Unter diesen Methoden ist die Variationsmethode der allgemeinsten Verwendung fähig und darum im allgemeinen für die psychologische Untersuchung die fruchtbarste. So variiert man z. B. die Intensität oder Qualität irgend eines einfachen Reizes, um die gleichzeitig eintretenden Änderungen der Empfindung zu verfolgen. Oder man variiert Raumstrecken, Zeitstrecken, einfache Raumgestalten nach Größe und Form usw., um die entsprechenden Vorstellungsänderungen oder den Einfluß auf Richtung und Verteilung der Aufmerksamkeit zu beobachten usw. Die Zerlegungs- setzt ebenso wie die Verbindungsmethode Komplexe von Empfindungen und Vorstellungen voraus, deren Umfang sich jedoch, gemäß den allgemeinen Bedingungen der Reizmethode, nur innerhalb engerer Grenzen bewegen darf. So ist es z. B. eine Anwendung der Zerlegungsmethode, wenn man zum Zweck der Untersuchung der Klangvorstellungen einen Teilton des Klanges herausgreift, um ihn zuerst für sich allein und dann in dem Komplex, zu dem er gehört, einwirken zu lassen. Oder es ist ein Fall der Verbindungsmethode, wenn man zusammengesetzte Klänge und Geräusche durch sukzessive Verbindung der beteiligten Elemente bildet und dabei beobachtet, inwiefern in dem Ganzen das Element, das man sich zuvor isoliert vergegenwärtigt hat, noch enthalten ist, und wie es in diesem auf die zusammengesetzte Vorstellung einwirkt. Ebenso bedient man sich der Verbindungs- und Zerlegungsmethode, wenn man einer durch regelmäßige Pendelschläge gebildeten rhythmischen Taktreihe in einer Wiederholung des Versuchs weitere Glieder zufügt oder umgekehrt solche wegläßt und den Effekt beobachtet, den dies auf die subjektive Wirkung und Auffassung des Rhythmus ausübt, usw. Hierbei führt aber doch immer sowohl das analytische wie das synthetische Verfahren, teils indem man sie miteinander wechseln läßt, teils indem man die Elemente eines komplexen Ganzen zufügt oder wegnimmt, in die Variationsmethode hinüber, die sich auf diese Weise als die Hauptmethode darstellt, zu der die andern als spezielle, in gewissen Fällen aus der Natur der Probleme sich ergebende Unterformen gehören.

2. Die Ausdrucksmethode gründet sich auf die allgemeine Eigenschaft der psychischen Vorgänge, von Bewegungen äußerer oder innerer

körperlicher Organe begleitet zu sein, deren wir uns als Symptome für die Qualität und Stärke der psychischen Vorgänge selbst bedienen können. Da solche Ausdrucksbewegungen stets an Gefühle und Affekte gebunden sind, die entweder die durch Reize erregten Empfindungen und Vorstellungen begleiten oder aber auch unabhängig von äußeren Reizen, und dann im allgemeinen zusammen mit Erinnerungsvorstellungen, im Bewußtsein auftreten können, so bilden die Ausdrucksmethoden vorzugsweise Hilfsmittel für die Untersuchung jener subjektiven seelischen Vorgänge und Zustände. Dabei trifft es sich glücklich, daß sich uns diese Hilfsmittel gerade da zur Verfügung stellen, wo die Reizmethoden entweder ganz versagen oder doch nur durch die Hervorrufung von Gefühlen mittels gewisser durch die Reize erweckter Empfindungen oder Vorstellungen, anzuwenden sind. Wie die Reizmethode von der natürlichen Einwirkung der Sinnesreize ausgegangen ist, so hat die Ausdrucksmethode ihren Ursprung in der Beobachtung der mimischen und pantomimischen Bewegungen, die uns als die Begleiter von Gefühlen und Affekten geläufig sind. Ein nächster, bis jetzt noch wenig beschrittener Weg besteht hier in der genaueren Registrierung dieser Bewegungen[1]. Weiterhin haben die Veränderungen, die Puls und Atmung sowie die Innervation der kleineren Arterien erfahren, und die sich bei stärkeren Affekten schon der gewöhnlichen Beobachtung aufdrängen, zur Ausbildung von Methoden geführt, bei denen man auf graphischem Wege je nach der Qualität und Stärke der Gefühle und Affekte den Charakter dieser Symptome ermittelt. Die wichtige Stellung, die hierdurch die Methodik der Kreislaufs- und Atmungserscheinungen als Hilfsmittel in der psychologischen Analyse der gesamten Gefühlsinhalte des Bewußtseins einnimmt, wird unten, bei der Psychologie der Gefühlselemente, näher zu würdigen sein[2]. Hier sei nur auf denjenigen Gesichtspunkt hingewiesen, der für die allgemeine Bedeutung dieser Methoden der entscheidende ist. Unter allen Gebieten der Psychologie ist gegenwärtig noch das der Gefühle und Gemütsbewegungen am meisten zurückgeblieben. Einer der Gründe dafür liegt darin, daß die völkerpsychologische Ergänzung, deren hier mehr als irgendwo sonst die individuelle psychologische Untersuchung bei der Analyse der verwickelteren Gefühlsformen bedarf, noch in ihren ersten Anfängen begriffen ist. Ein weit schlimmeres Hindernis liegt aber darin, daß die Psychologie des individuellen Gefühlslebens selbst, die doch die Grundlage für die Untersuchung jener komplexen seelischen Vorgänge sein muß, die der Völkerpsychologie anheimfallen, vielfach noch ein

[1] R. SOMMER, Lehrbuch der psychopathologischen Untersuchungsmethoden. 1899. S. 22 ff.

[2] Vgl. unten Abschn. II, Kap. XI.

Spielball vager sogenannter Selbstbeobachtungen oder, was dasselbe sagen will, unverbürgter, aus allerlei Reflexionen entstandener Vermutungen gewesen ist. So lange man auf die Reizmethode beschränkt bleibt, kann nun diese zwar in einzelnen Fällen die Beobachtung gegen allzu störende Zufälle sicherstellen. So hat z. B. im Gebiet der einfachsten ästhetischen Gefühle, bei dem Eindruck von Farben, Farbenkombinationen, optischen Formen, Klängen und Klangverbindungen die Variation der Eindrücke gute Dienste geleistet. Doch das Gebiet, in welchem hier durch die Reizmethode allein etwas erreicht wird, ist ein sehr beschränktes. Diese versagt bei irgend komplexeren psychischen Gebilden; sie versagt aber auch gerade bei den einfachsten, für die gesamte Gefühlslehre fundamentalen Problemen, weil die Aussagen allzusehr von unberechenbaren Zufällen, vorgefaßten Meinungen und unvollkommener Übung in psychologischer Beobachtung beeinflußt sind. Besonders in diesem Fall hat daher die Reizmethode nicht selten in jenem oben angedeuteten schlimmen Sinne Verwendung gefunden, in welchem sie zu einem Hindernis statt zu einem Förderungsmittel der Beobachtung wird. Hier nun bietet die Ausdrucksmethode in den der gewöhnlichen Beobachtung sich völlig entziehenden Nuancen der Puls-, Atmungs- und Blutgefäßinnervation überaus feine Kontrollmittel für die gleichzeitige Selbstbeobachtung, insofern man bei der regelmäßigen Zuordnung dieser Symptome zu den psychischen Vorgängen voraussetzen darf, daß irgendwelche Abweichungen auf beiden Seiten durchweg einander korrespondieren werden. Auf diese Weise kann einerseits die Symptomatik der Ausdrucksmethode auf subjektive Unterschiede aufmerksam machen, die sonst der Beobachtung entgehen würden; auf der andern Seite können Modifikationen der psychischen Erlebnisse, über die wir besonders bei den dunkleren Gefühlen und Stimmungen auf Grund der bloßen Beobachtung unsicher bleiben, durch die objektiven Symptome eine größere Sicherheit gewinnen.

Im weiteren Sinne können endlich der Ausdrucksmethode auch noch solche Prüfungsmittel psychischer Zustände beigezählt werden, die in länger dauernden äußeren physischen oder psychophysischen Leistungen bestehen. Zu den ersteren gehören die Messungen der während einer gewissen Zeit stattfindenden mechanischen Arbeit einzelner Muskeln oder Muskelgruppen. Insofern wechselnde psychische Stimmungen oder vorangegangene Erlebnisse oder endlich die ihrer Natur nach durchweg psychophysischen Bedingungen der sogenannten Übung und Ermüdung solche Leistungen beeinflussen, können wiederum die letzteren, wenn nicht auf jene selbst, was in diesem Fall der Unbestimmtheit der Zuordnung wegen meistens unmöglich ist, so doch auf die physiologischen Rückwirkungen der psychischen Zustände zurückschließen lassen. In ähnlichem Sinne

gehören hierher die Methoden, durch einfache geistige Arbeiten, wie Addieren von Zahlen, Memorieren und Ähnliches, die während einer gewissen Zeit vorhandene geistige Leistungsfähigkeit zu prüfen. In allen diesen Fällen handelt es sich übrigens mehr um Anwendungen allgemein anerkannter psychologischer Erfahrungen auf die Untersuchung einer einzelnen Individualität zu einer gegebenen Zeit, also um eine Aufgabe der praktischen Psychologie, als um die Lösung theoretischer Fragen[1]. Zugleich liegt hier, ebenso wie in der Regel schon bei den einfacheren Ausdrucksmethoden, in den Problemen selbst die Aufforderung zu einer Kombination mit der Reizmethode, woraus dann die folgende allgemeine Methode hervorgeht.

3. Als Reaktionsmethode können wir jedes Verfahren bezeichnen, das mit der Einwirkung eines Reizes beginnt und mit irgend einem Ausdruckssymptom endet. Als die typische Form einer in allen ihren Teilen klar übersehbaren Anwendung dieser Methode kann man die sogenannten »Reaktionsversuche« betrachten, von denen der Name der ganzen Methode genommen ist. Jeder Reaktionsversuch beginnt mit der Einwirkung eines Reizes auf irgend ein Sinnesorgan. Daran schließt sich dann ein psychischer Vorgang, welcher mit der so erzeugten Empfindung oder Vorstellung nach vorheriger Übereinkunft in Verbindung gesetzt ist, z. B. die einfache Auffassung eines Eindrucks, seine Unterscheidung von anderen ähnlicher Art usw. Schließlich endet der Versuch in einer bestimmten, wiederum durch den Versuchsplan festgestellten und in einer Reihe zu vergleichender Versuche konstant bleibenden äußeren Bewegung, der Reaktionsbewegung. Richtet man den Versuch so ein, daß der Moment des Reizes und ebenso der Moment der Reaktionsbewegung registriert wird, so gewährt die so gemessene Zeit des ganzen Reaktionsvorganges ein Mittel, um die in der Zeit zwischen Reiz und Reaktion im Bewußtsein ablaufenden psychischen Vorgänge einigermaßen zu kontrollieren, indem Verschiedenheiten der objektiven Dauer auch auf Differenzen der subjektiven Vorgänge hinweisen. Ihre Bedeutung empfangen die Reaktionsversuche wesentlich dadurch, daß der Reaktionsvorgang dem allgemeinen Schema eines Willensvorganges entspricht und daher durch die oben erwähnte Einschaltung verschiedener psychischer Zwischenglieder die Modifikationen und Komplikationen nachzubilden gestattet, wie sie auch bei den natürlichen Willensvorgängen hinsichtlich der in sie eingehenden Gefühle und Vorstellungen zu beobachten sind.

---

[1] Vgl. E. Kraepelin, Philos. Studien, Bd. 19, 1902, S. 458ff. und Archiv für die ges. Psychologie, Bd. 1, 1903, S. 9ff. Dazu Beispiele in Kraepelins Psychologischen Arbeiten, Bd. 1—5, 1893ff.

Als allgemeine Methode ist jedoch dies aus Reizeinwirkung und Ausdrucksbewegung zusammengesetzte Verfahren keineswegs auf die Reaktionsversuche im engeren Sinne beschränkt. Vielmehr können die verschiedensten Arten der Ausdrucksmethode, wo es wünschenswert ist, in ähnlicher Weise durch die Hinzunahme der Reizmethode vervollständigt werden. So besteht, wie schon bemerkt, das zweckmäßigste Verfahren beim Studium der Gefühle und Affektsymptome darin, daß man durch geeignet gewählte Reize die Gefühle und Affekte hervorruft, denen jene Symptome zugeordnet sind.

4. Die psychischen Maßmethoden bilden an sich, ebensowenig wie die physikalischen Maßbestimmungen, selbständige experimentelle Methoden, sondern sie besitzen überall nur den Charakter quantitativer Ergänzungen der übrigen, der Reiz-, Ausdrucks- oder Reaktionsmethode. Obgleich sie sich am häufigsten mit der Reizmethode verbinden, so gilt dies doch keineswegs ausschließlich, sondern es hat nur darin seinen Grund, daß einerseits die quantitative Abstufung des Reizes leichter unserer willkürlichen Beherrschung zugänglich ist als die der Ausdrucksbewegungen, und daß anderseits die intensiven Verhältnisse der Empfindungen und die extensiven der Raum- und Zeitvorstellungen ein hervorragendes Interesse für die betreffenden Teile der Psychologie besitzen. Wenn übrigens die hieraus wohl begreifliche Vorherrschaft der hierher gehörigen Probleme in den quantitativen Untersuchungen der Psychologie die weit verbreitete Meinung veranlaßt hat, alle psychischen Maßmethoden bezögen sich überhaupt nicht auf die psychischen Größen selbst, sondern auf ihr Verhältnis zu den physischen Reizgrößen, so ist diese Meinung gleichwohl ein Irrtum. Wir suchen auch bei den quantitativen Untersuchungen nach der Reizmethode immer nur psychische Größen aneinander zu messen, und die Reize und ihre quantitative Abstufung bilden im wesentlichen bloß die unentbehrlichen äußeren Hilfsmittel, die eine quantitative Vergleichung der Bewußtseinsvorgänge selbst möglich machen sollen. Ähnlich verhält es sich aber auch bei den anderen Methoden, wenn bei ihnen Messungen zu Hilfe gezogen werden. Wir benutzen z. B. Änderungen der Puls- und Atemfrequenz oder Veränderungen ihrer Intensität und Verlaufsform zunächst, um sie als Symptome für die Qualität und Intensität der Gefühle und Affekte selbst zu verwerten. Die physischen Bedingungen dieser Bewegungssymptome hat dagegen die Physiologie zu ermitteln, und ihre Ergebnisse können dann immer erst indirekt auch für die Psychologie einen Wert gewinnen. Die hier einschlagenden im engeren Sinne psychophysischen Probleme reichen aber mehr in die den beiden Gebieten der Naturwissenschaft und Psychologie gemeinsamen philosophischen Grenzfragen

der Beziehungen zwischen körperlicher und geistiger Welt hinein, als daß sie der Psychologie selbst zugehörten. Obwohl daher speziell die »physiologische Psychologie« vermöge der vermittelnden Stellung, die sie zu den beiden die Gesamtheit der Lebenserscheinungen untersuchenden Wissenschaften einnimmt, diese Probleme, soweit sie der empirischen Forschung zugänglich sind, mit zu ihren Aufgaben zählen muß, so stehen sie doch auch für sie, da ihr Hauptaugenmerk den psychologischen Aufgaben als solchen zugewandt ist, erst in zweiter Linie. (Vgl. oben S. 2.) Die Eigenart der psychischen Maßmethoden, vor allem in der Anwendung, die sie zu spezifisch psychologischen Zwecken finden, beruht nun wesentlich auf drei vielfach ineinander eingreifenden Bedingungen.

Erstens können psychische Inhalte als solche nur aneinander, d. h. an anderen psychischen Inhalten gleicher Art, sie können aber ebensowenig an irgend welchen äußeren physischen wie an psychischen Tatsachen von disparater Beschaffenheit gemessen werden. Vielmehr sind die physischen Reize, deren wir uns zur Erzeugung der Empfindungen, Vorstellungen usw. bedienen, überall nur Messungshilfsmittel, indem sie die psychischen Inhalte hervorbringen, die aneinander gemessen werden sollen; sie sind aber niemals selbst die Größen, mit denen die psychischen verglichen werden. Wir können bestimmen, ob eine gegebene Druckempfindung größer als eine andere und eventuell auch, um wieviel sie größer als diese ist. Aber um wie viel eine Empfindung größer oder kleiner als ein Pfund- oder Grammgewicht sei, dies zu fragen hat keinen Sinn, und demnach ist es auch völlig unmöglich die Empfindung selbst irgendwie mit dem Gewicht zu vergleichen. Ebenso ist jedoch zwischen psychischen Inhalten verschiedener Art, wenn auch hier das Verhältnis kein absolut disparates genannt werden kann, eine direkte Größenvergleichung unausführbar. Eine Empfindung und ein Gefühl oder zwei Empfindungen ganz verschiedener Sinnesgebiete, wie Ton und Farbe, oder eine Raum- und eine Zeitstrecke, lassen sich nicht direkt miteinander vergleichen. Nur insofern ist hier eine indirekte Vergleichung möglich, als man die zwei in Betracht gezogenen Inhalte nach dem Grade vergleicht, in der sie das Bewußtsein in Anspruch nehmen. In diesem Sinne behaupten wir wohl, daß die Empfindung, die ein in der Nähe gehörter Kanonenschuß verursacht, stärker sei als eine schwache Druck- oder Lichtempfindung, oder daß ein heftiges Unlustgefühl alle anderen Bewußtseinsinhalte verdränge. Solche indirekte Vergleichungen können wir aber hier außer Betracht lassen, da sie niemals zu Ausgangspunkten eigentlicher psychischer Messungen genommen werden können.

Eine zweite Eigenschaft der psychischen Größen, die für ihre Messung

spezifische Bedingungen mit sich führt, besteht darin, daß sie, auch wenn sie vollkommen gleichartig sind, also z. B. aus Stärkegraden einer und derselben Empfindung, oder aus Gliedern einer stetigen Reihe qualitativ abgestufter Empfindungen, wie der Tonreihe, bestehen, nur in gewissen Grenzfällen eine quantitative Vergleichung zulassen. Diese Grenzfälle sind allgemein: 1) die Gleichheit zweier psychischer Größen, 2) ein minimaler oder, wie man ihn auch zu bezeichnen pflegt, ein »eben merklicher« Unterschied, und endlich 3) die Gleichheit zweier Größenunterschiede, die in gleicher Richtung liegen, oder, wie wir das nämliche ausdrücken können, die Gleichheit zweier in gleicher Größenrichtung liegender Strecken, vorausgesetzt, daß diese Strecken einander hinreichend nahe sind. Da der günstigste Grenzfall einer solchen Nähe der ist, daß beide unmittelbar einander berühren, so pflegt man die bei solcher Streckenvergleichung möglichen Fälle auf den der Halbierung einer Strecke zu beschränken, wobei zugleich die Bedingung besteht, daß diese nicht zu klein sein darf, da der Fall sonst in den der minimalen oder eben merklichen Unterschiede übergeht, und daß sie anderseits nicht zu groß sein darf, da sonst die Größenvergleichung der Strecken in wachsendem Maße unsicher wird. Im Hinblick auf diesen meist gewählten günstigsten Spezialfall der Halbierung pflegt man die Methode auch als die der »mittleren Abstufungen« zu bezeichnen. Danach sind die Größengleichheit, der minimale Unterschied zweier Größen und die mittlere Abstufung einer Größe zwischen zwei anderen nach entgegengesetzten Richtungen von ihr gelegenen die drei einzigen Fundamentalfälle, in denen auf psychischem Gebiet eine exakte Größenvergleichung möglich ist. Man ersieht unschwer, daß diese Beschränkung in dem Mangel irgend welcher konstanter Maße und Maßstäbe, wie wir uns deren bei den physischen Messungen bedienen, seinen Grund hat. Jede psychische Messung beschränkt sich daher auf eine einzelne, nur für den momentanen Fall geltende Größenvergleichung, und jede neue Messung ist ein Fall für sich, der sich nur indirekt, durch die Berücksichtigung der äußeren und inneren Bedingungen, unter denen die Messungen ausgeführt werden, zu anderen Fällen in eine Beziehung bringen läßt. Damit hängt zugleich zusammen, daß jede Messung innerhalb einer von den Bedingungen der Auffassung abhängigen relativ kurzen Zeit abgeschlossen sein muß. Die zu vergleichenden Größen müssen nacheinander und in einem Intervall gegeben werden, bei dem die Auffassung ungestört von der einen zur andern übergehen kann, und die erste noch hinreichend deutlich dem Bewußtsein gegenwärtig ist, wenn die zweite aufgefaßt wird.

Diese Bedingungen, die naturgemäß manche Schwankungen in den

einzelnen Messungen mit sich führen, hängen zugleich mit einer dritten Eigenschaft der psychischen Größen zusammen, die der Messung besondere Schwierigkeiten bereitet, und deren Übersehen zu verhängnisvollen Irrungen in der Ausführung und in der mathematischen Behandlung der psychischen Maßmethoden geführt hat. Diese Eigenschaft besteht in der unvermeidlichen, durch die ungeheure Komplikation auch der einfachsten psychischen Vorgänge bedingten Variabilität der psychischen Größen bei scheinbarer Gleichheit aller äußeren Bedingungen. So ist zunächst jede Reizeinwirkung von den physiologischen Zuständen der Sinnesapparate, der peripheren wie der zentralen, abhängig, daher ein und derselbe äußere Reiz schon physisch zu verschiedenen Zeiten abweichende Effekte haben kann. Doch wenn man selbst eine zureichende Konstanz in dieser Beziehung voraussetzen darf, so bleiben als zwei wichtige, eine absolute Gleichheit der Beobachtungsbedingungen schlechterdings ausschließende Faktoren erstens die Schwankungen der Aufmerksamkeit und zweitens die von andern gleichzeitigen psychischen Inhalten ausgehenden Einflüsse, die wieder mit jenen Schwankungen in enger Wechselwirkung stehen, aber keineswegs als zusammenfallend mit ihnen angesehen werden dürfen. Der bedenklichste Irrtum, der hier nicht selten begangen worden ist, besteht nun in der Meinung, man könne solche Variationen der Bedingungen dadurch eliminieren, daß man eine sehr große Anzahl zu verschiedenen Zeiten und unter den verschiedensten äußeren Umständen ausgeführte Beobachtungen sammelt. Dieses sogenannte Prinzip der großen Zahl ist auf psychologischem Gebiete nur in sehr beschränktem Maße anwendbar, weil meist keine Wahrscheinlichkeit dafür besteht, daß die zu verschiedenen Zeiten stattfindenden Einflüsse sich wechselseitig zu einer Art von mittlerem psychischen Verhalten ausgleichen. Statt einen solchen imaginären Durchschnittsfall zu berechnen, wird es vielmehr stets die Aufgabe des Beobachters sein, von vornherein die Bedingungen für die Anspannung der Aufmerksamkeit und für die Abwesenheit störender Einflüsse so günstig wie möglich zu gestalten, und den relativ wenigen Fällen, in denen dies gelingt, die Resultate zu entnehmen, nicht den vielen, in denen es nicht gelungen ist. Unter allen Umständen ist daher eine einzige psychische Messung, die unter den günstigsten inneren und äußeren Bedingungen ausgeführt worden ist, mehr wert als eine große Zahl von Messungen, die unter mehr oder weniger ungünstigen Bedingungen gemacht wurden. Nach diesem Prinzip haben sich nun die psychischen Maßmethoden selbst zu richten. Auch unter ihnen sind diejenigen, die auf dem einfachsten und für den Zustand des Bewußtseins die konstantesten Bedingungen herstellenden Wege Resultate gewinnen, denen vorzuziehen, die solche erst auf Umwegen und unter

Bedingungen, bei denen diese Konstanz unmöglich bestehen kann, zu erzielen suchen. Da die Empfindungsintensität für die Prüfung dieser Prinzipien psychischer Messung die einfachsten Beispiele bietet, so werden wir dort auf dieselben zurückkommen (Abschn. II, Kap. IX), indem an diesem Spezialfall die psychischen Maßmethoden überhaupt näher erörtert werden sollen.

KANT hat dereinst die Psychologie für unfähig erklärt, sich jemals zum Range einer exakten Wissenschaft zu erheben[1]. Die Gründe, die er dabei anführt, sind seither öfter wiederholt worden[2]. Erstens, meint KANT, sei Mathematik auf die Phänomene des inneren Sinnes nicht anwendbar, indem die reine innere Anschauung, in welcher die Seelenerscheinungen konstruiert werden sollen, die Zeit, nur Eine Dimension habe. Zweitens könne sie nicht einmal Experimentalwissenschaft werden, weil sich in ihr das Mannigfaltige der inneren Beobachtung nicht nach Willkür verändern, noch weniger ein anderes denkendes Subjekt sich unsern Versuchen, der Absicht angemessen, unterwerfen lasse, auch die Beobachtung an sich schon den Zustand des beobachteten Gegenstandes alteriere. Der erste dieser Einwände ist irrtümlich, der zweite wenigstens einseitig. Es ist nämlich nicht richtig, daß das innere Geschehen nur Eine Dimension, die Zeit, hat. Wäre dies der Fall, so würde allerdings von einer mathematischen Darstellung desselben nicht die Rede sein können, weil eine solche immer mindestens zwei Veränderliche, die dem Größenbegriff subsumierbar sind, verlangt. Nun sind aber unsere Empfindungen und Gefühle intensive Größen, die sich in der Zeit aneinander reihen. Das psychische Geschehen hat also unter allen Umständen mindestens zwei Dimensionen, womit die allgemeine Möglichkeit es in mathematischer Form darzustellen gegeben ist. Ohne dies wäre auch das Unternehmen HERBARTS, Mathematik auf Psychologie anzuwenden, von vornherein kaum denkbar, ein Unternehmen, welchem daher das Verdienst nicht bestritten werden kann, dass es die Möglichkeit mathematischer Betrachtungen in diesem Gebiete deutlich ins Licht gesetzt hat[3]. Außerdem beruht diese ganze Unterscheidung des Psychischen als des bloß Zeitlichen und des Physischen als des Räumlichen auf einer dogmatischen Annahme, die sich bei näherer Betrachtung in nichts auflöst. Eine räumliche Vorstellung ist gerade so gut ein psychischer Inhalt wie ein Zeitverlauf oder eine Empfindungsintensität. Wenn wir räumliche Wahrnehmungen bilden oder Raumstrecken vergleichen und unmittelbar nach ihren im Wahrnehmungsbilde gegebenen Eigenschaften aneinander messen, so sind alles das psychische Vorgänge und eventuell psychische Messungen. Wenn HERBART, obgleich er den mathematischen Charakter des seelischen Geschehens hervorhob, dennoch das Ziel, das er sich gesteckt, verfehlte, so lag übrigens der Grund davon nicht bloß darin, daß auch er an jener Voraussetzung der rein zeitlichen Form des Psychischen

---

[1] KANT, Metaphysische Anfangsgründe der Naturwissenschaft, Sämtliche Werke, Ausgabe von ROSENKRANZ, V, S. 310.

[2] Vgl. besonders E. ZELLER, Abh. der Berliner Akad. 1881, Phil.-hist. Kl. Abh. III, Sitzungsber. derselben 1883 S. 295 ff., und hierzu meine Bemerkungen, Philosoph. Studien, I, S. 250, 463 ff.

[3] HERBART, Psychologie als Wissenschaft neu gegründet auf Erfahrung, Metaphysik und Mathematik. Ges. Werke, herausgeg. von HARTENSTEIN, Bd. V u. VI.

im wesentlichen festhielt, sondern vor allem in dem übermäßigen Vertrauen, mit dem er sich auf die reine Selbstbeobachtung und auf seine die Lücken derselben ausfüllenden Hypothesen verließ. Hier gebührt FECHNER das Verdienst, zuerst den Weg beschritten zu haben, auf dem innerhalb gewisser Grenzen die wirkliche Ausführung einer »mathematischen Psychologie« möglich ist: dieser Weg besteht eben in der experimentellen Beeinflussung des Bewußtseins durch Sinnesreize, wodurch unter geeigneten Bedingungen die Feststellung bestimmter psychischer Maßbeziehungen möglich wird. Die experimentelle Psychologie sieht heute durchaus nicht mehr in dieser Auffindung psychischer Maße ihre ausschließliche oder auch nur ihre hauptsächlichste Aufgabe, sondern sie sucht überhaupt durch die willkürliche Beeinflussung der Bewußtseinsvorgänge eine kausale Analyse derselben zu ermöglichen. Auch leiden FECHNERS Feststellungen noch unter seiner Auffassung der Psychophysik als einer spezifischen Wissenschaft von den »Wechselwirkungen zwischen Leib und Seele«. Dadurch ist sie bei ihm mehr eine Grundlage seiner eigentümlichen Metaphysik, als ein Teil der experimentellen Psychologie im heutigen Sinne des Wortes. Er will ein Fundamentalgesetz finden, das die Beziehung zwischen körperlicher und geistiger Welt beherrsche, nicht Gesetze, die für die Wechselbeziehungen der psychischen Vorgänge selbst gelten[1]. Gleichwohl wird ihm der Ruhm ungeschmälert bleiben, der Erste gewesen zu sein, der den von HERBART erfaßten Gedanken einer »exakten Psychologie« zu verwirklichen begonnen hat.

Was KANT für seinen zweiten Einwand, daß sich nämlich die innere Erfahrung einer experimentellen Erforschung entziehe, beibringt, ist dem rein innerlichen Verlauf der Vorgänge entnommen, für den sich die Triftigkeit desselben allerdings nicht bestreiten läßt. Unsere psychischen Erlebnisse sind zunächst unbestimmte Größen, die einer Messung, wie oben ausgeführt, nur in gewissen Grenzfällen zugänglich werden. Aber diese beschränkenden Bedingungen beseitigen keineswegs die Möglichkeit exakter Methoden überhaupt. Dazu kommt, daß der Wert der letzteren nur zu einem verhältnismäßig beschränkten Teil in den etwa auszuführenden psychischen Maßbestimmungen, sondern daß er vor allem in der experimentellen Beeinflussung des Bewußtseins besteht. Diese gewährt, hier wie überall, den Vorteil, die Vorgänge willkürlich bestimmten Bedingungen zu unterwerfen, die sich entweder konstant erhalten oder in genau zu beherrschender Weise variieren lassen. Wenn man daher gegen die experimentelle Psychologie eingewandt hat, sie wolle die Selbstbeobachtung verdrängen, ohne welche doch keine Psychologie möglich sei, so beruht dieser Vorwurf auf einem Irrtum. Die experimentelle Methode will nur jene vermeintliche Selbstbeobachtung beseitigen, die unmittelbar und ohne weitere Hilfsmittel zu einer Feststellung psychischer Tatsachen glaubt gelangen zu können und dabei unvermeidlich den größten Selbsttäuschungen unterworfen ist. Im Unterschiede von einer solchen bloß auf ungenaue innere Wahrnehmungen sich stützenden subjektiven Methode will

---

[1] FECHNER, Elemente der Psychophysik, II, S. 9 ff. Bezeichnend für die Entstehung der Idee eines »psychischen Maßes« bei FECHNER, und zugleich für die Anregung, die er von HERBART empfangen hat, ist die »Kurze Darlegung eines neuen Prinzips mathematischer Psychologie« in seinem Zendavesta, 1851. II, S. 373 ff. Vgl. dazu WUNDT, GUST. THEODOR FECHNER, Rede zur Feier seines 100 jähr. Geburtstages, 1901, S. 42 ff. u. 83 ff.

vielmehr das experimentelle Verfahren eine wirkliche Selbstbeobachtung ermöglichen, indem es das Bewußtsein unter genau kontrollierbare objektive Bedingungen bringt, während es zugleich nötigenfalls bestimmte objektive Symptome als Kontrollmittel der subjektiven Beobachtung zur Verfügung stellt. Gerade deshalb, weil die durch das Experiment ermöglichte Selbstbeobachtung solche Kontrollmittel fordert, die entweder durch die beobachteten Phänomene selbst oder durch irgend welche begleitende Erscheinungen, z. B. Ausdrucksbewegungen, die den Bewußtseinserscheinungen korrespondieren, an die Hand gegeben werden, bedarf das psychologische Experiment stets besonderer Veranstaltungen und Vorsichtsmaßregeln, die wir in den einzelnen Fällen seiner Anwendung in den folgenden Kapiteln kennen lernen werden. Unter allen Umständen aber muß man sich vor dem Irrtum hüten, als sei jede beliebige Reizeinwirkung auf das Bewußtsein ein brauchbares psychologisches Experiment. Bezeichnenderweise hat dieser Irrtum gerade bei den verwickeltsten psychologischen Aufgaben, die bisher der direkten experimentellen Untersuchung unzugänglich geblieben sind, eine unbedenkliche Rolle gespielt. So hat man z. B. zur Erforschung der Funktionen des Denkens folgende Versuche ausgeführt: der Experimentator stellt an die Versuchsperson eine Frage, die diese durch eine Gebärde mit Ja oder Nein zu beantworten hat. Daneben wird ihr aufgegeben, zu beobachten, was in ihrem Bewußtsein während des Nachdenkens über die zu gebende Antwort vor sich geht[1]. Solche und ähnliche Versuche sind in Wahrheit keine Experimente im wissenschaftlichen Sinne, sondern, wie oben bemerkt, Selbstbeobachtungen unter erschwerenden Umständen. Die Versuchsperson, deren Aufmerksamkeit durch eine intellektuelle Leistung in Anspruch genommen ist, und die zugleich die Empfindungen, Gefühle usw. beobachten soll, die daneben in ihrem Bewußtsein auftauchen, entspricht genau dem Schema der alten planmäßigen Selbstbeobachtung mit ihrer unmöglichen Aufgabe, sein eigenes Bewußtsein zu beobachten, während dieses durch einen von dieser Selbstbeobachtung unabhängigen Vorgang völlig in Anspruch genommen ist. Daß dabei ein Experimentator die Frage stellt und ein Protokollführer die Antworten aufzeichnet, ist eine äußere Komplikation dieser vermeintlichen Selbstbeobachtungen, die schwerlich ihre Sicherheit vergrößert[2].

Als einer besonderen Form experimenteller Beeinflussung des Bewußtseins sei hier endlich noch der Erzeugung hypnotischer Zustände durch Suggestion und gewisse, meist die Suggestion begleitende Reizeinwirkungen gedacht. Von manchen Seiten sind die hierher gehörigen Erscheinungen sehr hoch geschätzt worden; und noch jetzt pflegt man zuweilen namentlich in Frankreich unter »experimenteller Psychologie« vorwiegend oder ausschließlich hypnotische Versuche zu verstehen. Dies ist natürlich eine völlig unzulässige Verschiebung der Begriffe. Wenn man jede Einwirkung auf das Bewußtsein, die eine

---

[1] K. Marbe, Experimentell-psychologische Untersuchungen über das Urteil, 1901, S. 15 ff.

[2] Über die methodische Frage überhaupt vgl. meine Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmungen. 1862. Einleitung: Über die Methoden in der Psychologie. Ferner: Philosoph. Stud. IV, S. 292 ff. Essays[2], S. 196 ff. Dazu ergänzende Bemerkungen Psychol. Studien, III. Zusammenfassende Darstellungen der experimentellen Methoden im einzelnen geben Sanford, Course in experimental Psychology, 1892—98. E. B. Titchener, Experimental Psychology, a manual of laboratory practice, 2 vol., 1900.

Veränderung desselben hervorbringt, ein psychologisches Experiment nennt, so ist freilich auch das Hypnotisieren und das Suggerieren von Vorstellungen hierher zu rechnen, ähnlich wie die Herbeiführung einer Morphiumnarkose oder eine absichtliche Beeinflussung Träumender. Aber wenn der Wert des psychologischen Experimentes darin besteht, daß es eine Selbstbeobachtung unter genau zu beherrschenden Bedingungen, und wenn nötig mit Zuhilfenahme objektiver Kontrollmittel möglich macht, sind in den meisten Fällen jene Beeinflussungen keine wahren psychologischen Experimente. Dies schließt nicht aus, daß unter Umständen, in den Händen eines psychologischen Beobachters, dem zuverlässige und in der Selbstbeobachtung geübte Versuchspersonen zu Gebote stehen, die Suggestion ein Hilfsmittel der Selbstbeobachtung werden kann, wie dies in der Tat aus den Beobachtungen von O. Vogt über die Analyse der Gefühle im Zustand der Hypnose hervorgeht[1]. Aber die Bedingungen zur Anstellung exakter Versuche sind hier offenbar besonders schwer zu erfüllen, und die meisten sogenannten »hypnotischen Experimente« haben daher entweder keinen wissenschaftlichen Wert, oder es sind in ihnen bestenfalls einzelne interessante Tatsachen beobachtet, deren psychologische Verwertung freilich um so unsicherer ist, als man es hier in vielen Fällen mit pathologischen oder mindestens mit psychisch belasteten Individuen zu tun hat[2].

4. Übersicht des Gegenstandes.

Da die physiologische Psychologie in erster Linie Psychologie ist, zu ihrem Gegenstand also den Zusammenhang der Bewußtseinsvorgänge hat, wie er teils unmittelbar von uns erlebt, teils nach Analogie eigener Erlebnisse auf Grund objektiver Beobachtungen erschlossen wird, so ist auch die Reihenfolge, in der sie die einzelnen Probleme behandelt, zunächst den psychologischen Gesichtspunkten zu entnehmen, nach denen sich die Tatsachen des Bewußtseins in einzelne Gruppen sondern. Doch fordert die eingehendere Untersuchung des Verhältnisses der psychischen zu der physischen Seite der Lebensvorgänge anatomische und physiologische Erörterungen, die naturgemäß in einer rein psychologischen Darstellung keine Stelle finden würden. Demnach soll der Gang der folgenden Darstellung zwar im allgemeinen ein systematischer sein; im Hinblick auf die allgemeine Orientierung in der Psychologie, die bei den Lesern dieses Werkes vorausgesetzt werden kann, wird aber, um Wiederholungen zu vermeiden, da und dort von der Forderung, daß die Betrachtungen der einzelnen Kapitel durch das in den vorangegangenen Enthaltene bereits vollständig vorbereitet seien, Umgang genommen werden. So setzt z. B. eine kritische Besprechung der Ergebnisse der Anatomie und Physio-

---

[1] O. Vogt, Die direkte psychologische Experimentalmethode in hypnotischen Bewußtseinszuständen. Zeitschrift für Hypnotismus, Bd. 5. 1897. S. 7, 180 ff.

[2] Über die Hypnose im allgemeinen vgl. unten Abschn. V.

logie des Gehirns mit Bezug auf ihren psychologischen Ertrag bereits mannigfache psychologische Kenntnisse voraus; dennoch ist es aus anderen Gründen unerläßlich, diese anatomisch-physiologischen Kapitel der eigentlich psychologischen Untersuchung vorausgehen zu lassen; und ähnliche Verhältnisse kehren zuweilen auch in den psychologischen Abschnitten wieder[1].

Von der angedeuteten Verbindung theoretischer und praktisch-methodologischer Gesichtspunkte ausgehend, werden wir im folgenden in einem ersten Abschnitt die körperlichen Grundlagen des Seelenlebens besprechen. Das reiche Material an neuen Erkenntnissen, das hier die Anatomie und Physiologie des zentralen Nervensystems, zum Teil im Verein mit der Pathologie und der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, zur Verfügung stellt, bedarf um so dringender einer Prüfung von seiten der Psychologie, je mehr in der Regel schon innerhalb der naturwissenschaftlichen Gebiete, die sich an der Gewinnung dieses Materials beteiligen, mannigfache Versuche psychologischer Deutung der Tatsachen, ja Unternehmungen hervortreten, die sich nichts geringeres als eine völlige Neubegründung der Psychologie selbst auf anatomisch-physiologischer Basis zum Ziel setzen. Eine Prüfung solcher Vermutungen und Hypothesen kann natürlich einer Übersicht des anatomisch-physiologischen Tatbestandes nicht entbehren. Gleichwohl wird schon die Vorführung der Tatsachen hier einigermaßen von der üblichen abweichen, da der psychologische Zweck einerseits die Beschränkung auf das allgemein Bedeutsame, anderseits die besondere Hervorhebung des psychologisch Wichtigen erheischt. Es kann sich also z. B. nicht darum handeln, der Gehirnanatomie in alle Details zu folgen, die sie hinsichtlich der einzelnen, in ihrer Deutung noch zweifelhaften und oft noch umstrittenen Faserverbindungen innerhalb des Gehirns zutage gefördert hat; wohl aber wird es erforderlich sein, ein allgemeines Bild von dem Aufbau der Zentralorgane und von den mit zureichender Sicherheit festgestellten Hauptverbindungen derselben untereinander und mit den peripheren Organen zu gewinnen, um sodann auf Grund der einigermaßen sichergestellten Prinzipien der Nervenphysiologie und der psychologischen Erkenntnisse die mutmaßlichen Beziehungen der physiologischen Struktur- und Funktionsverhältnisse zu den psychischen Vorgängen zu erörtern.

In einem zweiten Abschnitte werden wir sodann der eigentlichen

---

[1] In meinem Grundriß der Psychologie (8. Aufl. 1907), der die Psychologie möglichst in ihrem eigenen Zusammenhang in elementarer Weise darzustellen versucht, habe ich den systematischen Gesichtspunkt strenger durchgeführt. In diesem Sinne mag daher der Grundriß teils als Ergänzung, teils als Vorbereitung zu dem gegenwärtigen Werke angesehen werden.

Aufgabe der Psychologie in der Lehre von den Elementen des Seelenlebens näher treten. Solcher Elemente lehrt uns die psychologische Analyse zwei von spezifisch verschiedenem Charakter kennen: die Empfindungen, als die letzten nicht weiter zerlegbaren Elemente der Vorstellungen, die wir hiernach auch die objektiven Elemente des Seelenlebens nennen können, und die Gefühle, die jene objektiven Elemente als ihre subjektiven, nicht auf die Außendinge, sondern auf den Zustand des Bewußtseins selbst bezogenen Komplemente begleiten. In diesem Sinne nennen wir also blau, gelb, warm, kalt usw. Empfindungen, dagegen Lust, Unlust, Erregung, Depression usw. Gefühle. Es ist Wert darauf zu legen, daß diese Begriffe nicht, wie es vielfach in der Redeweise des gewöhnlichen Lebens und vielfach auch noch in der Psychologie geschieht, fortwährend vermengt, sondern daß sie streng in dem angegebenen Sinne geschieden werden. Ebenso werden wir beide Bezeichnungen durchaus auf die psychischen Elemente beschränken, nicht, wie es namentlich in der Physiologie hergebracht ist, bunt durcheinander auf einfache und zusammengesetzte Inhalte zugleich anwenden. Demnach soll z. B. im folgenden ein Zusammenhang mehrerer Töne oder eine farbige Fläche nicht als eine Empfindung, sondern als eine Vorstellung bezeichnet werden; und ebenso wollen wir die aus Verbindungen von Gefühlen hervorgehenden Gebilde ausdrücklich komplexe Gefühle oder, sofern die Sprache besondere für sie passende Bezeichnungen zur Verfügung stellt, Affekte, Willensvorgänge u. dergl. nennen. Mit dieser terminologischen Unterscheidung ist natürlich über die Entstehung solcher zusammengesetzter Gebilde aus den psychischen Elementen an und für sich noch gar nichts ausgesagt; es soll dadurch nur dem dringenden Bedürfnis, die Ergebnisse der psychologischen Analyse der komplexen Bewußtseinsinhalte auch durch geeignete Bezeichnungen festzuhalten, abgeholfen werden. Daß solche Ergebnisse der Analyse nicht unmittelbar als Inhalte des Bewußtseins in unverbundenem Zustande gegeben sind, versteht sich übrigens ebenso von selbst, wie die Notwendigkeit, diese Produkte der Analyse unter Abstraktion von den Verbindungen, in denen sie vorkommen, zu untersuchen, tatsächlich längst von der Physiologie anerkannt ist. Empfindungen wie rot, gelb, warm, kalt usw. werden von ihr in dieser ihrer abstrakten Natur, d. h. ohne Rücksicht auf die im konkreten Fall stets vorhandenen Verbindungen, in denen sie sich befinden, betrachtet. Wenn man nun einerseits diese letzten, nicht weiter zerlegbaren Elemente unserer Vorstellungen, und anderseits ebenso die Flächen und Körper, die wir wahrnehmen, Empfindungen nennt, so ist das eine Konfusion der Begriffe, die schon in der Physiologie schädlich ist, von der Psychologie aber von vornherein ferngehalten werden muß. Noch weniger

gerechtfertigt ist endlich eine andere, bei Physiologen wie Psychologen verbreitete terminologische Verwirrung, die auf einer vom psychologischen Standpunkte aus unzulässigen Vermengung der Bewußtseinsvorgänge mit einer nachträglichen Reflexion über ihre objektiven Bedingungen beruht. Nicht selten hat man nämlich Empfindungen nur dann so genannt, wenn sie direkt von äußeren Sinnesreizen herrühren, um sie dagegen, sobald sie aus irgend welchen inneren Bedingungen entstehen, als »Vorstellungen« zu bezeichnen, womit dann zugleich zusammenhing, daß man wiederum diesen Ausdruck »Vorstellungen« auf sogenannte »Erinnerungsbilder« beschränkte. Nun ist absolut nicht einzusehen, warum eine Empfindung wie rot, blau, warm, kalt usw. etwas ganz anderes sein soll, wenn sie bloß von einer Erregung im sogenannten »Sehzentrum« des Gehirns begleitet ist, als wenn dazu noch die Wirksamkeit eines äußeren Reizes hinzukommt. Als Inhalt des Bewußtseins ist und bleibt blau blau, und ist die Vorstellung eines Körpers ein in der Außenwelt vorgestelltes Ding, ob der äußere Reiz oder das äußere Ding wirklich da ist oder nicht. In den meisten Fällen ist allerdings das Erinnerungsbild schwächer und flüchtiger als das direkt wahrgenommene; aber dieser Unterschied ist durchaus kein konstanter: in unseren Träumen oder im Zustand der Halluzination können wir mit derselben Intensität wie bei der Einwirkung wirklicher Sinnesreize empfinden [1]. Solche Unterscheidungen sind also Überlebnisse der alten Reflexionspsychologie, in der die Bewußtseinsinhalte ihre Bedeutung immer erst durch das erhielten, was der reflektierende Philosoph zu ihnen hinzudachte. Dabei schrieb man dann insgemein den »Vorstellungen« von vornherein eine immaterielle Existenz in der Seele zu, während man die »Empfindung« als etwas auffaßte, was erst von außen her in sie eindringe. Alles das sind offenbar Erwägungen, die, auch wenn sie richtig wären, den Bewußtseinsvorgang als solchen gar nichts angehen würden. Kann nun in der Auffassung der Empfindungen und Gefühle als psychischer Elemente der Standpunkt der physiologischen Psychologie naturgemäß kein anderer sein als derjenige der Psychologie überhaupt, so ergeben sich ihr aber eine Reihe besonderer Aufgaben, insofern gerade bei diesen letzten Elementen des Seelenlebens die Frage nach den Beziehungen zu den physischen Vorgängen im Nervensystem und in seinen Anhangsapparaten eine besondere Bedeutung gewinnt. Je mehr die Physiologie dazu gelangt ist, diese Beziehungen als durchaus regelmäßige namentlich für die Empfindungen festzustellen, gleichgültig ob sie von äußeren Sinnesreizen herrühren oder nicht, und je mehr sich allmählich auch für die Gefühle solche Beziehungen, wenngleich wesentlich anders geartet, bei einer tiefer ein-

---

[1] Näheres über diese Fragen der Terminologie vgl. unten Kap. VII, 1.

dringenden physiologischen Symptomatik ergaben, um so dringlicher wird für die Psychologie die Frage nach der Bedeutung aller dieser psychophysischen Beziehungen. Könnte auch die reine Psychologie nötigenfalls von derselben Umgang nehmen und sich auf die Beschreibung der Elemente beschränken, die physiologische Psychologie muß diese psychophysische Seite der Probleme als eine ihrer Hauptaufgaben betrachten.

Von den psychischen Elementen führt die Untersuchung naturgemäß zu den zusammengesetzten psychischen Gebilden, die sich in dem Bewußtsein aus jenen Elementen aufbauen. Hier wird daher der dritte Abschnitt zunächst diejenigen Gebilde behandeln, an die sich alle anderen als begleitende Vorgänge anschließen: die aus der Verbindung der Empfindungen entstehenden Vorstellungen. Dabei führt nun aber der experimentelle Standpunkt, den die physiologische Psychologie einnimmt, die vorzugsweise Berücksichtigung der durch äußere Reize erzeugten Sinnesvorstellungen mit sich, weil sie am einfachsten einer experimentellen Beeinflussung zugänglich sind. Wir bezeichnen daher diesen Abschnitt als eine Lehre von der Bildung der Sinnesvorstellungen, wobei übrigens aus ähnlichen Gründen wie bei den Empfindungen wegen der in allen wesentlichen Eigenschaften übereinstimmenden Natur der nicht durch äußere Sinnesreize erweckten Vorstellungen die dort gewonnenen Ergebnisse auch für diese als maßgebend gelten dürfen. Indem die physiologische Psychologie bei der Analyse der Vorstellungen, ebenso wie bei der Untersuchung der Empfindungen, zwischen den aneinander grenzenden Gebieten der Physiologie und der Psychologie zu vermitteln hat, ist jedoch in der Lehre von den Vorstellungen der von ihr verfolgte Zweck ein vorwiegend psychologischer, während die spezifisch psychophysischen Probleme, die für die Theorie der Empfindungen eine hervorragende Bedeutung besitzen, hier verhältnismäßig zurücktreten. Die Art, wie die physiologische Psychologie die physische Seite der Sinnesfunktionen berücksichtigt, kann daher in diesem Fall keine wesentlich andere sein, als wie sie in jeder psychologischen Untersuchung, die von den zur Verfügung stehenden experimentellen Hilfsmitteln Gebrauch macht, gefordert wird.

Den Sinnesvorstellungen wird sodann im vierten Abschnitt die Analyse derjenigen seelischen Vorgänge folgen, die sich in analoger Weise als komplexe Verbindungsprodukte der einfachen Gefühle darstellen, wie die Vorstellungen in Empfindungen zerlegt werden können. Dabei ist aber natürlich dieses Verhältnis nicht von der Art, daß beide Gebiete in Wirklichkeit völlig voneinander geschieden sind; sondern, da Empfindungen und Gefühle überall die einander ergänzenden Bestandteile unserer seelischen

Erlebnisse bilden, so sind auch die aus Gefühlen zusammengesetzten psychischen Inhalte niemals ohne gleichzeitige Vorstellungsinhalte möglich, und in vielen Fällen wirken die Gefühlselemente ebenso auf die Empfindungen und Vorstellungen wie diese auf jene bestimmend ein. Die Gesamtheit dieser subjektiven, vorwiegend aus Gefühlen sich aufbauenden Erlebnisse fassen wir unter dem Namen der Gemütsbewegungen und Willenshandlungen zusammen, wobei der Begriff der »Gemütsbewegungen« als der weitere betrachtet werden kann, der auch die Willensvorgänge mit einschließt. Wegen ihrer besonderen Wichtigkeit sowie mit Rücksicht auf das Verhältnis der äußeren Willenshandlungen zu anderen tierischen Bewegungen, das wieder um seiner psychophysischen Beziehungen willen ein spezielles Problem der physiologischen Psychologie ist, behalten wir aber hier die Doppelbezeichnung bei und beschränken sonach den engeren Begriff der Gemütsbewegungen auf die Affekte, denen außerdem noch, als häufig mit ihnen verbundene oder in sie übergehende Vorgänge, die intellektuellen Gefühle beizufügen sind.

Der Untersuchung der Sinnesvorstellungen, der Gemütsbewegungen und Willenshandlungen als der komplexen Gebilde des Seelenlebens wird endlich im fünften Abschnitt die Lehre von dem Bewußtsein und dem Zusammenhang der seelischen Vorgänge folgen. Die Betrachtungen der beiden vorigen Abschnitte bilden die Grundlagen für die hier auszuführende Analyse des Bewußtseins und der Verbindungen der Bewußtseinsinhalte. Denn diese setzen sich aus Vorstellungen und Gemütsbewegungen als ihren näheren Bestandteilen zusammen, und das Bewußtsein selber ist nichts anderes als ein Gesamtbegriff für alle diese Vorgänge und ihre Verbindungen. Dabei ist die experimentelle Analyse dieser Verbindungen hauptsächlich auf die willkürliche Beeinflussung der Sinnesvorstellungen und ihres Verlaufes angewiesen, während sich die Gesichtspunkte für den Zusammenhang der Gemütsbewegungen und Willenshandlungen zumeist erst aus der Analyse der gesamten Bewußtseinsvorgänge ergeben.

Hat sich der Inhalt der bisherigen fünf Abschnitte auf eine rein empirische Untersuchung der Tatsachen beschränkt, so wird schließlich der sechste, der von dem Ursprung und den Prinzipien der geistigen Entwicklung handelt, in Kürze die allgemeinen Resultate zu gewinnen suchen, die sich aus jenen Tatsachen für die Gesamtauffassung des geistigen Lebens und für sein Verhältnis zu dem physischen Dasein ergeben. Nachdem die vorangegangene Untersuchung Bewußtseinsvorgänge und körperliche Lebensvorgänge vorläufig, ohne den Versuch einer strengeren Begriffsbestimmung der einen wie der anderen, einander gegenübergestellt hatte, wird nun erst, auf Grund eben jener zusammenfassenden

Betrachtung der Beziehungen beider zueinander, eine definitive Feststellung der Begriffe des Physischen und Psychischen und damit der Versuch einer Lösung des sogenannten Problems der Wechselwirkung zwischen Körper und Seele, wie sie dem heutigen Zustand unserer physiologischen und psychologischen Erkenntnisse und den Anforderungen der philosophischen Erkenntniskritik entspricht, möglich sein. Auf diese Weise schließt die physiologische Psychologie mit denjenigen Fragen ab, mit denen dereinst die philosophische Psychologie zu beginnen pflegte: mit den Fragen nach dem Wesen der Seele, nach dem Verhältnis zwischen Bewußtsein und Außenwelt, und mit der Aufstellung der allgemeinen Gesichtspunkte, welche die Psychologie der Auffassung des geistigen Lebens in Gesellschaft und Geschichte entgegenbringt.

Erster Abschnitt.

Von den körperlichen Grundlagen des Seelenlebens.

Erstes Kapitel.

Organische Entwicklung der psychischen Funktionen.

1. Merkmale und Grenzen des psychischen Lebens.

Die psychischen Funktionen bilden einen Bestandteil der Lebenserscheinungen. Sie kommen niemals zu unserer Beobachtung, ohne von den Verrichtungen der Ernährung und Reproduktion begleitet zu sein. Dagegen können diese allgemeinen Lebenserscheinungen vorkommen, ohne daß an den Substraten derselben zugleich diejenigen Eigenschaften bemerkt werden, die wir als seelische zu bezeichnen pflegen. Die nächste Frage, die eine Untersuchung der körperlichen Grundlagen des Seelenlebens beantworten muß, lautet daher: *welche Merkmale müssen an einem belebten Naturkörper gegeben sein, um psychische Funktionen bei ihm annehmen zu können?*

Schon diese erste Frage der physiologischen Psychologie ist von ungewöhnlichen Schwierigkeiten umgeben. Die entscheidenden Merkmale des Psychischen sind *subjektiver* Natur: sie sind uns nur aus dem Inhalt unseres eigenen Bewußtseins bekannt. Hier aber werden *objektive* Kennzeichen verlangt, aus denen wir auf ein Bewußtsein zurückschließen sollen. Solche objektive Kennzeichen können immer nur in gewissen körperlichen Bewegungen bestehen, die auf psychische Vorgänge hinweisen, aus denen sie entsprungen sind. Wann aber sind wir berechtigt, die Bewegungen eines Wesens auf solche zurückzuführen? Wie unsicher die Beantwortung dieser Frage ist, namentlich wenn in dieselbe metaphysische Vorurteile sich einmengen, zeigt deutlich die Tatsache, daß

auf der einen Seite der Hylozoismus geneigt war, jede Bewegung, selbst die des fallenden Steins, als eine psychische Aktion anzusehen, und daß auf der anderen Seite der Spiritualismus eines DESCARTES alle seelischen Lebensäußerungen auf die willkürlichen Bewegungen des Menschen beschränken wollte. Während sich die erste dieser Ansichten jeder Prüfung entzieht, ist von der zweiten nur dies richtig, daß unsere eigenen psychischen Lebensäußerungen stets den Maßstab abgeben müssen, nach welchem wir die ähnlichen Leistungen anderer Wesen beurteilen. Darum werden wir auch die psychischen Funktionen nicht zuerst bei ihren unvollkommensten Äußerungen in der organischen Natur aufsuchen dürfen, sondern wir werden umgekehrt vom Menschen an abwärts gehen müssen, um die Grenze zu finden, wo das psychische Leben beginnt.

Durchaus nicht alle körperlichen Bewegungen, die in unserm Nervensystem ihre Quelle haben, besitzen nun den Charakter psychischer Leistungen. Wie die normalen Bewegungen des Herzens, der Atmungsmuskeln, der Blutgefäße und Eingeweide in den meisten Fällen sich vollziehen, ohne von irgend einer Veränderung unseres Bewußtseins begleitet zu sein, so finden wir auch, daß die Muskeln der äußeren Ortsbewegung vielfach ohne unser Wissen und Wollen in einer bloß maschinenmäßigen Weise auf Reize reagieren. Derartige Bewegungsvorgänge als psychische Funktionen aufzufassen, würde an sich ebenso willkürlich sein, als dem fallenden Stein Empfindung zuzuschreiben. Wenn wir so alle diejenigen Bewegungen ausschließen, die möglicherweise ohne Beteiligung eines Bewußtseins vonstatten gehen, so bleiben als einzige, die den unzweifelhaften Charakter psychischer Lebensäußerungen immer besitzen, die äußeren Willenshandlungen übrig. Das uns unmittelbar gegebene subjektive Kennzeichen der äußeren Willenshandlung besteht aber darin, daß ihr Gefühle und Vorstellungen vorangehen, die uns als die Bedingungen der Bewegung erscheinen. Auch objektiv betrachten wir daher eine Bewegung dann als eine vom Willen abhängige, wenn sie auf ähnliche Vorgänge als ihre Bedingungen hindeutet.

Die praktischen Schwierigkeiten, die der Diagnose des Psychischen im Wege stehen, sind jedoch mit der Feststellung dieses Merkmals noch keineswegs beseitigt. Nicht in allen Fällen lassen sich rein mechanische Reflexe oder bei den niedersten Wesen selbst Bewegungen aus äußeren physikalischen Ursachen, wie z. B. die Imbibition quellungsfähiger Körper, die Volumänderung durch Temperaturschwankungen, mit Sicherheit von Willenshandlungen unterscheiden. Namentlich kommt hier in Betracht, daß es zwar Kennzeichen gibt, die mit voller Gewißheit die Existenz der letzteren verraten, daß aber beim Mangel dieser Kennzeichen nicht immer auf das Fehlen solcher Handlungen, noch weniger

also auf das Fehlen psychischer Funktionen überhaupt geschlossen werden darf. Unsere Untersuchung kann hier immer nur diejenige untere Grenze bestimmen, bei der das psychische Leben nachweisbar wird; ob es nicht in Wirklichkeit schon auf einer früheren Stufe beginnt, bleibt Gegenstand bloßer Mutmaßung.

Das in der Regel benutzte objektive Merkmal äußerer Willenshandlungen ist nun die Beziehung der Bewegung zu den allverbreiteten tierischen Trieben, dem Nahrungs- und Geschlechtstrieb. Zu Ortsbewegungen, die den Charakter von Willenshandlungen an sich tragen, können aber diese Triebe nur infolge von Sinneserregungen führen; und das Kennzeichen, nach welchem wir die durch Sinneserregungen erzeugten Bewegungen auf einen Bewußtseinsvorgang beziehen, besteht allgemein darin, daß jene nicht mit mechanischer Regelmäßigkeit auf einen gegebenen äußeren Reiz eintreten, sondern nach wechselnden Bedingungen zweckmäßig abgeändert und mit vorangegangenen Sinneseindrücken in Verbindung gebracht werden. Eine Beurteilung auf Grund dieser Merkmale kann, da auch die ganz automatisch verlaufenden Lebensvorgänge eine gewisse Zweckmäßigkeit erkennen lassen, im einzelnen Fall zweifelhaft sein; und selbst die durch Diffusionsströmungen, Wärme-, Licht- und andere Einwirkungen entstehenden Bewegungen lebloser wie lebender Körper können den Schein spontaner Bewegungen annehmen. Eine länger dauernde aufmerksame Beobachtung wird aber doch in der Regel sicher entscheiden lassen, ob bestimmte Lebensäußerungen nur aus jener Kontinuität innerer Zustände begreiflich sind, die wir Bewußtsein nennen, oder ob sie möglicherweise ohne ein solches entstanden sind. Daß nun in diesem Sinne vom Menschen bis herab zu den Protozoen das Bewußtsein ein allgemeines Besitztum lebender Wesen ist, kann namentlich im Hinblick auf die vollkommene Kontinuität der Entwicklung, die uns hier entgegentritt, kaum zweifelhaft sein. Auf den niedersten Stufen dieser Entwicklungsreihe werden freilich die Vorgänge des Bewußtseins äußerst eng begrenzt sein. Gleichwohl scheinen einzelne Lebensäußerungen schon der niedersten Protozoen auf Erinnerungsvorgänge hinzuweisen, die wir nicht wohl als bloße physikalische oder chemische Reizbewegungen deuten können. So kehrt die morphologisch als eine membranlose Zelle zn deutende Amöbe (vgl. unten Fig. 3) gelegentlich zu den Amylumkörnern, die ihr irgendwo begegnet sind, nach kurzer Zeit zurück, um sie von neuem als Nahrungsmasse in ihren weichen Protoplasmaleib aufzunehmen[1]. Könnte dies immerhin Zufall sein, so scheint dieser ausgeschlossen, wenn wir beobachten, daß bewimperte

---

[1] ROMANES, L'intelligence des animaux, 2. édit. 1889. I, p. 17.

Infusorien andere verfolgen, um sie zu töten und zu verzehren[1]; daher denn auch manche Beobachter, die sich zu den Lebensäußerungen der Amöben skeptisch verhalten, den Ziliaten Willensäußerungen zuerkennen[2]. Alles dies sind Erscheinungen, die auf eine, wenn auch wahrscheinlich nur über eine sehr kurze Zeit sich erstreckende Kontinuität psychischer Vorgänge und mindestens bei den Ziliaten auch auf einen Wechsel in der Wahl der zur Befriedigung der Triebe dienenden Mittel hinweisen, wie er als ein bloß mechanischer Erfolg äußerer Einwirkungen unerklärlich sein würde.

Schwieriger ist natürlich die Frage, ob die psychischen Lebensäußerungen auf jener Sprosse der organischen Stufenleiter, wo wir äußere Willenshandlungen wahrnehmen, wirklich erst beginnen, oder ob die Anfänge derselben noch weiter zurückzuverlegen sind. Überall, wo sich lebendes Protoplasma vorfindet, zeigt dasselbe die Eigenschaft der Kontraktilität: es vollführt teils auf äußere Reize, teils ohne sichtbare Einwirkung von außen Bewegungen, die den Willenshandlungen der niedersten Protozoen ähnlich sind, und die sich nicht aus äußeren physikalischen Einflüssen, sondern nur aus Kräften erklären lassen, die in der kontraktilen Substanz selbst ihren Sitz haben. Derartige Bewegungen, die in dem Moment erlöschen, wo die Substanz abstirbt, zeigt sowohl der protoplasmatische Inhalt der jugendlichen Pflanzenzellen wie das im Pflanzen- und Tierreich vorkommende freie Protoplasma; ja es ist wahrscheinlich, daß alle Elementarorganismen, mögen sie nun selbständig existieren oder in einen zusammengesetzten Organismus eingehen, mindestens während einer gewissen Entwicklungszeit die Eigenschaft der Kontraktilität besitzen. So zeigen die Lymphkörper, die im Blute und in der Lymphe der Tiere, außerdem im Eiter und als wandernde Elemente in den Geweben vorkommen, Gestaltänderungen, die in ihrer äußeren Beschaffenheit von den Bewegungen niederster, ihnen außerdem manchmal in der Leibesform durchaus gleichender Protozoen nicht zu unterscheiden sind (Fig. 1). Aber der Willenscharakter dieser Bewegungen läßt sich nicht nachweisen. Zwar hat man an den farblosen Blutzellen der Tiere und des Menschen eine Aufnahme fester Stoffe beobachtet, die als Nahrungsaufnahme angesehen werden könnte und der, da sie auch die in den Organismus eingedrungenen Bakterien trifft, von manchen Seiten eine wichtige Rolle in dem Kampfe gegen die Infektion zugeschrieben wird[3]. Doch fehlt hier, ebenso wie

[1] Faminzyn, Das psychische Leben der einfachsten Geschöpfe. 1890 (russisch), zitiert bei Bechterew, Bewußtsein und Hirnlokalisation. 1898. S. 6.

[2] M. Verworn, Psychophysiologische Protistenstudien. 1889. S. 146 ff.

[3] M. Schultze, Das Protoplasma der Rhizopoden. 1863. Engelmann, Beiträge zur Physiologie des Protoplasmas. II. 1869 und Pflügers Archiv. Bd. 26, S. 537, Bd. 29, S. 415, Bd. 30, S. 95. Verworn, Die Bewegung der lebendigen Substanz. 1892. S. 51 ff. Metschnikoff, L'immunité. 1901.

bei den mit der Ausübung von Verdauungsfunktionen verbundenen Reizbewegungen gewisser Pflanzen, jede sichere Hindeutung darauf, daß ein von Empfindungen bestimmter Trieb zu den Nahrungsstoffen stattfinde, oder daß überhaupt zwischen dem Reiz und der Bewegung irgend ein psychologisches Zwischenglied gelegen sei[1]. Ähnlich verhält es sich mit den durch wechselnde Verteilung von Wasser und Kohlensäure, sowie durch veränderliche Lichtbestrahlung herbeigeführten Bewegungen niederer Algen, Pilze und Schwärmsporen. So besitzen auf die Bewegungen gewisser Bakterien die Atmungsgase und das Licht einen so plötzlichen Einfluß, daß diese Bewegungen den Eindruck machen können, als seien sie durch Empfindungen hervorgerufen. Doch ist hier die Wahrscheinlichkeit, daß es sich um physikalische Wirkungen handelt, um so größer, als durchaus ähnliche Erscheinungen bei den durch Wärme, Licht, Verdunstung, Diffusion usw. entstehenden Molekularbewegungen oder bei den Gestaltänderungen beliebiger kolloidaler Substanzen, z. B. von Eiweiß- und Leimtropfen, zu beobachten sind.

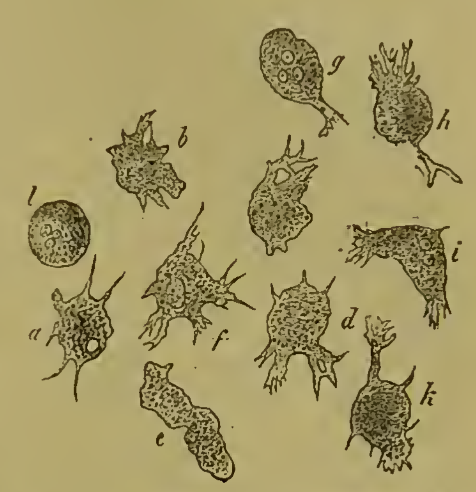


Fig. 1. Lymphkörper. *a*—*k* Gestaltänderungen der lebenden Zellen; *l* die abgestorbene Zelle.

In der Pflanzen- und Tierphysiologie pflegt man derartige, durch äußere Reize an dem freien oder in Zellen eingeschlossenen Protoplasma und an den aus protoplasmatischer Substanz bestehenden niederen Lebewesen zu beobachtende Bewegungen als Geo-, Helio-, Thermo-, Chemo-, Galvanotropismus usw. zu bezeichnen, je nachdem Schwere, Licht, Wärme, chemische Stoffe oder noch andere Reize als deren Ursachen nachzuweisen sind. Allerdings sind noch nicht alle diese Erscheinungen mit Sicherheit physiologisch zu deuten, und bei manchen, z. B. dem Stereotropismus, unter dem man die Anziehung oder Abstoßung versteht, die Protoplasmateile von festen Körpern erfahren, muß man vorläufig zu hypothetischen Orientierungskräften der Substanz seine Zuflucht nehmen[2]. Immerhin ist im Hinblick auf die große Zahl der mit Sicherheit physikalisch zu deutenden Erscheinungen dieser Art die Voraussetzung gerechtfertigt,

---

[1] DARWIN, Insektenfressende Pflanzen. A. d. Engl. von J. V. CARUS. 1876. Besonders Kap. X, S. 208 ff. PFEFFER, Pflanzenphysiologie. I[2]. 1897. S. 364 ff.

[2] Über Tropismen bei Pflanzen vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie[2]. II. 1904. S. 515 ff. Über solche bei Tieren VERWORN, Allgemeine Physiologie[3]. 1901. S. 380 ff. JACQUES LOEB, Dynamik der Lebenserscheinungen. 1906. S. 204 ff. (Zugleich Zusammenfassung der früheren Arbeiten des Verfassers.)

daß sie unmittelbare physische Wirkungen bestimmter äußerer oder in einzelnen Fällen auch im Protoplasma selbst entstehender Reize seien. Selbst die zilientragenden Infusorien machen, trotz der großen Ähnlichkeit mancher ihrer Bewegungen mit Triebhandlungen höherer Tiere, davon um so weniger eine Ausnahme, als sich zwischen ihnen und den anscheinend rein physikalischen Bewegungen bewimperter Elementarteile einerseits sowie den Ortsbewegungen der Amöben und ähnlicher Protoplasmagebilde anderseits keine scharfe Grenze ziehen läßt. Geht man hiervon aus, so erscheint nun aber auch der Übergang zu den Bewegungen derjenigen niederen Wirbellosen, bei denen sich, wie bei den Coelenteraten, Echinodermen und niederen Würmern, bereits ein einfaches Nervensystem vorfindet, ein vollkommen stetiger, und es ist nicht einzusehen, warum die Lebensäußerungen der letzteren anders als etwa die der bewimperten Protozoen beurteilt werden sollten. Insbesondere kommt ja hier in Betracht, daß der durch die Nerven vermittelte Reflexvorgang ebenfalls rein physiologisch zu deuten ist, und also die sich einstellende größere Komplikation und Koordination der Bewegungen auf solche mechanisch durch das Nervensystem vermittelte Koordinationen bezogen werden kann. Auf diese Weise hat sich das Prinzip der mechanisch-physiologischen Interpretation der Bewegungserscheinungen im Tierreich weiter und weiter ausgedehnt, und es hat naturgemäß schließlich selbst vor den höheren Wirbeltieren und dem Menschen unmöglich Halt machen können. Liegt auch hier zwischen den äußeren Reizen, die irgend welche Handlungen auslösen, und den Handlungen selbst eine unabsehbare Kette von Zwischenprozessen, in die zugleich ererbte Anlagen eingreifen, so bleibt bei allem dem vom Standpunkt der Physiologie aus die Forderung eine nicht nur berechtigte, sondern wissenschaftlich notwendige, daß in letzter Instanz selbst die Willenshandlungen der höheren Tiere und des Menschen als hervorgegangen aus einem physischen Kausalnexus anzusehen seien, und daß jede einzelne physiologische Aufgabe daher unter diesem Gesichtspunkte betrachtet werden müsse. Mit dieser Forderung verbindet sich dann freilich vermöge der angedeuteten Komplikation der Bedingungen schon bei verhältnismäßig einfachen tierischen Organisationsformen die Erkenntnis, daß eine solche Aufgabe nur in sehr beschränktem Umfange lösbar ist; und wo die Grenzen überschritten werden, innerhalb deren wir ihr auf physiologischem Wege beikommen können, da bleibt auch dem Physiologen kein anderes Hilfsmittel als dasjenige, dessen wir alle uns im praktischen Leben zur Beurteilung der Handlungen anderer Wesen wie unserer eigenen bedienen: er läßt die psychologische Interpretation aus bestimmten im Bewußtsein wirksamen Motiven ergänzend für die fehlenden physiologischen Zwischenglieder eintreten. Hier wird dann gewissermaßen der

Standpunkt der reinen Physiologie mit dem der physiologischen Psychologie vertauscht, die ja von vornherein in dem einheitlichen Zusammenhang der physischen und der psychischen Lebenserscheinungen ihre Grundlage hat (S. 2 f.).

Nun durchkreuzt sich aber jene naturwissenschaftliche Aufgabe, die physiologische Interpretation so weit wie nur immer möglich durchzuführen, zugleich mit einer andern, die streng genommen der physiologischen Psychologie speziell zugehört, der aber in der Regel auch schon die Physiologie selbst mit ihren Mitteln beizukommen sucht: mit der Aufgabe nämlich, zu bestimmen, wo in der lebenden Welt die Grenze liegt, bei der das Psychische beginnt, und wo daher überhaupt eine psychologische Deutung der Phänomene, sei es definitiv vom Standpunkt der Psychologie, sei es stellvertretend auf dem der Physiologie eintreten kann. Beide Aufgaben werden zum Nachteil der Sache nicht selten in dem Sinne vermengt, daß man die Grenze, bis zu der eine physiologisch-mechanische Interpretation vorzudringen oder auch nur einige Aussicht auf ein künftiges Vordringen zu erblicken vermag, mit derjenigen verwechselt, die überhaupt das Psychische, oder insofern ja dieses nie ohne physische Grundlage vorkommt, das Psychophysische von dem rein Physischen trennt. Wo eine Reaktion auf physiologischem Wege zureichend begriffen werden kann, da pflegt man daher dies zugleich als einen Beweis dafür zu betrachten, daß psychische Erscheinungen überhaupt nicht vorhanden seien. Unter diesem Gesichtspunkt pflegen zunächst die sämtlichen Tropismen aus dem Bereich des Psychischen ausgeschaltet zu werden. Der Mechanismus der Reflexe gestattet es dann aber weiterhin, auch einen guten Teil der Bewegungsreaktionen höherer Organismen unter dem gleichen Gesichtspunkte zu betrachten. Hier ist dann freilich in Anbetracht der Zweckmäßigkeit der Reflexe, durch die sie den wirklichen Willensreaktionen täuschend ähnlich sehen können, die Ziehung der Grenze, wo das Psychische beginnt und das bloß Physische aufhört, eine ziemlich willkürliche, wie denn in der Tat die Physiologen, die sich um solche Grenzbestimmungen bemühten, zu ziemlich abweichenden Ansichten gelangt sind. So läßt VERWORN das Seelische bereits im Kreis der Protozoen bei den Ziliaten beginnen. LUKAS geht bis zu den Hydroidpolypen, BETHE mindestens bis nahe zu den Wirbeltieren usw. Nun ist aber mit der Nachweisung physikalischer Bedingungen, aus denen die Erscheinungen abgeleitet werden können, die Annahme begleitender psychischer Vorgänge selbstverständlich nicht unvereinbar. Auch die Vorgänge in unserm eigenen Nervensystem sucht die Physiologie aus allgemeinen physikalischen Kräften abzuleiten, ohne Rücksicht darauf, ob

solche Nervenprozesse von Bewußtseinsvorgängen begleitet sind oder nicht. Erkenntnislehre und Naturphilosophie verbieten uns, körperliche Lebensäußerungen anzunehmen, die nicht auf allgemeingültige Naturgesetze zurückführbar wären; und die Physiologie, indem sie nach diesem Grundsatze handelt, hat denselben, sobald es ihr gelungen ist, bis zur Lösung ihrer Aufgaben vorzudringen, noch immer bestätigt gefunden. Demnach kann niemals aus der physischen Natur der Bewegungen, sondern immer erst aus den sie begleitenden näheren Bedingungen auf die gleichzeitige Existenz psychischer Funktionen geschlossen werden. Wohl aber lehrt die Beobachtung, daß die chemischen und physiologischen Eigenschaften des lebenden Protoplasmas, ob wir nun physische Lebensäußerungen an ihnen nachweisen können oder nicht, im wesentlichen gleicher Art sind. Insbesondere gilt dies auch von der Kontraktilität und Reizbarkeit. Nimmt man zu dieser Übereinstimmung der Erscheinungen in physischer Beziehung noch hinzu, daß sich eine fest bestimmte Grenze nicht aufzeigen läßt, bei der die Bewegungen des Protoplasmas zuerst einen psychologischen Charakter gewinnen, sondern daß sich von dem eingeschlossenen Protoplasma der Pflanzenzellen an durch die wandernden Lymphkörper der Tiere, die selbständigen Moneren und Rhizopoden bis zu den rascher beweglichen, mit Wimperkleid und Mundöffnung versehenen Infusorien ein allmählicher Übergang vollzieht, so läßt sich schon unter diesem Gesichtspunkt die Vermutung nicht zurückweisen, daß die Fähigkeit zu psychischen Lebensäußerungen allgemein vorgebildet sei in der kontraktilen Substanz.

Gegen diese Voraussetzung läßt sich nur ein Einwand erheben, der in der Tat bei den physiologischen Erörterungen über diese Frage nicht selten ausdrücklich oder stillschweigend entscheidend gewesen ist: wo zwei Möglichkeiten für die Erklärung einer Erscheinung vorliegen, da betrachtet man, sobald sich die eine von ihnen bewährt hat, die andere als ausgeschlossen. Sie gilt dann nach dem Prinzip, daß die einfachste Interpretation die beste sei, als beseitigt. Dabei werden offenbar die physiologische und die psychologische Betrachtung einer Lebensäußerung ganz so einander gegenübergestellt, wie etwa zwei Theorien einer und derselben physikalischen Erscheinung. Nichts ist in der Tat gewisser, als daß die Emanationstheorie des Lichtes falsch sein muß, wenn die Undulationstheorie richtig ist, und ebenso umgekehrt. Aber um einen solchen Gegensatz handelt es sich im gegenwärtigen Fall nicht im mindesten, wie schon die von der Physiologie zweifellos mit Recht festgehaltene Forderung lehrt, daß der Versuch einer rein physiologischen Interpretation der Funktionen selbst vor dem zentralen Nervensystem des Menschen nicht Halt machen dürfe, und daß hier die etwa nötig werdenden

psychologischen Ergänzungen immer nur als Interpolationen aus einem der Physiologie fremden Gebiet, nie selbst als physiologische Zwischenglieder betrachtet werden dürfen. Daraus folgt, daß nun umgekehrt auch da, wo wir irgend einen Bewegungsvorgang rein physiologisch, sei es als Tropismus, sei es als Reflexwirkung, deuten können, damit nicht im mindesten irgend ein Empfindungs- oder Gefühlsinhalt desselben ausgeschlossen ist; ja im Gegenteil: solche gleichzeitig physiologisch wie psychologisch interpretierbare Erscheinungen, ein Tropismus z. B., der gleichzeitig den Charakter einer einfachen Triebhandlung hat, muß eigentlich von dem Physiologen so gut wie von dem Psychologen als ein besonders willkommener Beleg für das bei ihren wechselseitigen Hilfeleistungen stets stillschweigend vorausgesetzte Wechselverhältnis der Gebiete betrachtet werden. Dazu kommt nun aber noch eine andere Erwägung. In Wahrheit entspricht in diesem Fall die Voraussetzung, daß, wo die eine Erklärung möglich, die andere ausgeschlossen sei, durchaus nicht dem Prinzipe der Einfachheit, sondern diese Voraussetzung ist die allerkomplizierteste, die man machen kann. Ob die Ziliaten, die Hydroidpolypen, die Wirbeltiere, oder ob schließlich der Mensch, wie dereinst DESCARTES meinte, die zuerst mit psychischen Eigenschaften ausgerüsteten Wesen seien, das ist im ganzen ziemlich gleichgültig gegenüber der in allen diesen Fällen unausbleiblichen Konsequenz, daß irgend einmal plötzlich die lebende Materie mit solchen Eigenschaften ausgestattet worden sei. Diese Annahme bedient sich des Grundsatzes der Einfachheit, um das Wunder dafür einzutauschen. Nun konnte man sich letzteres zur Zeit DESCARTES' noch gestatten, da man damals an eine unabhängige Schöpfung jeder Spezies glaubte. Heute, wo wir das nicht mehr tun, müssen wir wohl oder übel auch das Prinzip der Kontinuität, das überall die physiologische Entwicklung der organischen Wesen beherrscht, auf die psychische Entwicklung zu übertragen suchen. Hier liegt aber die Aufforderung dazu um so näher, da wir in unseren eigenen psychischen Erlebnissen das Schema eines solchen stetigen Aufstieges deutlich genug vorfinden. Es ist uns in dem Zusammenhange unserer Bewußtseinszustände gegeben. Was das Bewußtsein selbst sei, kann dabei vorläufig ganz dahingestellt bleiben, — auf diese Frage wird erst zurückzukommen sein, nachdem wir die psychischen Vorgänge im einzelnen betrachtet haben [1]. So viel läßt sich aber aus unserer subjektiven Wahrnehmung ohne weiteres entnehmen, daß der Zusammenhang der Bewußtseinsvorgänge ein sehr wechselnder sein kann, indem er bald nur über kurze, bald über längere Zeitstrecken reicht, bald Entferntes verknüpft, bald nur das Nächste

[1] Vgl. Abschn. V, Kap. XVIII.

zusammenfügt. Wenn wir auf die Lebenserscheinungen außer uns blicken, die wir nach Analogie unserer subjektiven Erfahrung auf psychische Vorgänge beziehen, so kann es nun keinem Zweifel unterliegen, daß hier diese Unterschiede des Zusammenhanges der Bewußtseinserlebnisse die allerverschiedensten Grade darbieten. Bei einem neugeborenen Kinde z. B. erstrecken sich solche Verbindungen allem Anscheine nach nicht weiter als über sehr kleine Zeitstrecken, und nach den ersten Wochen noch umspannt es kaum mehr als den Zeitraum einiger Tage. Ein Frosch dürfte in dieser Beziehung zeitlebens etwa auf der Stufe des Neugeborenen verbleiben, während anderseits freilich bei ihm von früh an die fest vererbten mechanischen Reflexverbindungen eine viel größere Macht besitzen. Natürlich müssen wir übrigens bei solcher Vergleichung alles ausgeschieden denken, was auf angeborenen Reflex- oder Instinkthandlungen beruht, Erscheinungen, auf deren mutmaßliche Deutung wir erst bei den Willenshandlungen zurückkommen können[1]. Vielmehr handelt es sich bei dieser vorläufigen Vergleichung nur um die unmittelbar zu beobachtende Nachwirkung früher vorangegangener Eindrücke. Danach werden wir uns den formalen Zusammenhang der Bewußtseinsvorgänge, wie er als nächstes allgemeines Merkmal psychischer Ausbildung verwendet werden kann, durch das in Fig. 2 dargestellte Schema veranschaulichen können. Die zwei Faktoren, aus denen dieser Zusammenhang besteht, die unmittelbare Kontinuität der Zustände während einer kürzeren oder längeren Zeit und die Verbindungen zwischen zeitlich getrennten Prozessen, sind hier in verschiedener Weise symbolisiert: der Grad der Kontinuität durch die Länge der durch leere Strecken unterbrochenen Linien, die Verknüpfung entlegener Vorgänge, durch die unter dieser Kontinuitätslinie gezeichneten Pfeile. Hiernach bedarf die Figur kaum einer weiteren Erklärung. Auf der primitivsten psychischen Stufe, in *A*, fehlen die Verknüpfungen ganz, und die Kontinuitätslinien erstrecken sich nur über sehr kleine Strecken, so daß

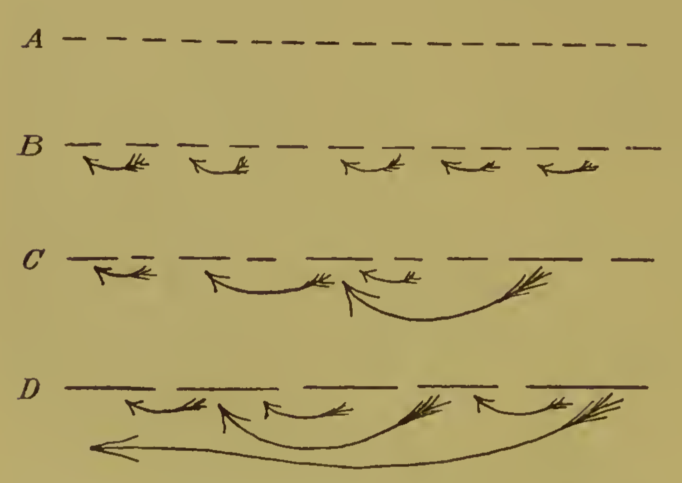


Fig. 2. Allgemeines Schema der Entwicklung des Bewußtseins.

[1] Vgl. Abschn. IV, Kap. XVII.

das Bild dem eines apsychischen Zustandes, in welchem die Linien zu Punkten zusammenschrumpfen würden, noch nahe kommt. Auf einer etwas vorgerückteren Stufe *B*, wie sie die niedersten nach ihren Lebensäußerungen als Tiere zu charakterisierenden Wesen repräsentieren, ist die Kontinuität der einzelnen Bewußtseinsstrecken etwas größer geworden, und zwischen einzelnen, unmittelbar einander folgenden finden sich bereits Assoziationen. Endlich auf einer noch höheren, *C*, sehen wir einige solcher Kontinuitäten weiter ausgedehnt; zu den benachbarte Punkte verknüpfenden Assoziationen treten außerdem andere hinzu, die sich, solche nächste Verbindungen überspringend, weiter zurückerstrecken. Die Mehrzahl der niederen Tiere hat wahrscheinlich schon diese Stufe erreicht. Endlich auf der letzten, in *D* dargestellten, die alle weiteren bis zum Menschen zusammenfassend veranschaulichen mag, sehen wir die Kontinuitätslinien noch mehr zunehmen, namentlich aber die Verknüpfungen zwischen entfernten Punkten eine weiter und weiter greifende Ausdehnung gewinnen.

Die Annahme, daß die Anfänge des psychischen Lebens ebenso weit zurückreichen wie die Anfänge des Lebens überhaupt, muß demnach vom Standpunkt der Beobachtung aus als eine durchaus wahrscheinliche bezeichnet werden; und die Frage nach dem Ursprung der geistigen Entwicklung fällt auf diese Weise mit der nach dem Ursprung des Lebens selbst zusammen. Kann die Physiologie vermöge der durchgängigen Wechselwirkung der physischen Kräfte von der Voraussetzung nicht Umgang nehmen, daß die Lebensvorgänge in den allgemeinen Eigenschaften der Materie ihre letzte Grundlage finden, so wird daher die Psychologie mit dem nämlichen Rechte in dem allgemeinen Substrat der Naturerscheinungen schon die Bedingungen voraussetzen müssen, die in der psychischen Seite der Lebenserscheinungen zur Äußerung gelangen. Bei dieser letzten Annahme darf nur niemals vergessen werden, daß jenes latente Leben der leblosen Materie weder, wie es der Hylozoismus tut, mit dem aktuellen Leben und Bewußtsein verwechselt, noch, wie es von dem Materialismus geschieht, als eine Funktion der Materie betrachtet werden kann. Der erstere fehlt, weil er Lebenserscheinungen da statuiert, wo nicht sie selbst uns gegeben sind, sondern nur die allgemeine Grundlage, die sie möglich macht; der letztere verstößt ebensowohl gegen das von der Naturwissenschaft selbst überall festgehaltene Prinzip einer in sich geschlossenen Naturkausalität wie gegen die tatsächliche Unvergleichbarkeit der unmittelbaren psychischen Erfahrungsinhalte mit den mechanischen Vorgängen, die sich für die physiologische Interpretation als deren Substrate darstellen. Indem wir mit dem Begriff der materiellen Substanz die Grundlage aller objektiven Erscheinungen bezeichnen, hat dieser Begriff die Bestimmung, das physische Geschehen, darunter auch

die physischen Lebenserscheinungen, begreiflich zu machen. Insofern uns aber unter den letzteren zugleich Bewegungen entgegentreten, die auf ein Bewußtsein hindeuten, können die Voraussetzungen über die Materie immer nur den äußeren Zusammenhang jener Bewegungen erklären, niemals die begleitenden psychischen Funktionen, auf die wir aus unserem eigenen Bewußtsein zurückschließen.

Selbstverständlich kann die Frage nach den entscheidenden objektiven Merkmalen des psychischen Lebens beim Eintritt in die Psychologie nicht sofort endgültig beantwortet werden, sondern es kann sich hier zunächst nur um eine kurze Kennzeichnung des in dieser Frage einzunehmenden empirischen Standpunktes handeln. Auch ist der große Widerstreit der Meinungen in diesem Fall wohl hauptsächlich von irgend welchen philosophischen Voraussetzungen bedingt. Nur hieraus begreift es sich, daß sich noch heute die Ansichten über die Grenzen des psychischen Lebens gelegentlich zwischen den nämlichen Gegensätzen bewegen wie zur Zeit Descartes', indem man auf der einen Seite die Tiere, wenn nicht samt und sonders, so doch bis zu den höheren Wirbellosen und den niederen Wirbeltieren hinauf für Reflexmaschinen oder mit Helio-, Chemo-, Stereo- und andern Tropismen ausgestattete Wesen erklärt[1], bald dagegen Leben und Beseelung als völlig zusammenfallende Begriffe ansieht und daher auch den Pflanzen ein Bewußtsein zuschreibt[2]. Bei der ersten dieser Auffassungen spielt offenbar der Umstand eine gewisse Rolle, daß man die Alternative »psychisch oder physisch« so zu stellen pflegt, als wenn der eine dieser Begriffe den andern ausschlösse. Diese Alternative ist falsch, weil der enge Zusammenhang der physischen Lebenserscheinungen und der Bewußtseinsvorgänge die Relation »physisch und psychisch« von vornherein wahrscheinlicher macht. In der Tat wird man ja z. B. ohne weiteres eine Empfindung als eine psychische Qualität anerkennen, ohne zu bestreiten, daß sie zugleich von einem physischen Vorgang im Sinnesorgan und im Sinneszentrum begleitet sei. Zum Teil ist aber allerdings dieses Streben nach einer das Psychische ausschließenden Deutung der Erscheinungen auch aus dem berechtigten Widerstreben gegen den in der Tierpsychologie geläufigen Begriff des »Instinktes« hervorgegangen, der seit des alten H. S. Reimarus Schrift über die »Kunsttriebe der Tiere« nur wenig sich geändert hat, indem man unter ihm immer noch alle möglichen komplexen Handlungen der Tiere zusammenfaßt, ohne von der Entstehungsweise derselben überhaupt Rechenschaft zu geben. Der sogenannte »Instinkt« ist daher, ähnlich wie so mancher andere Begriff der populären Vermögenspsychologie, im wesentlichen nur ein Wort für eine unbekannte Sache[3]. Lassen sich nach allem dem entscheidende Beweisgründe für die nur mechanische Deutung der Reizbewegungen der Protozoen nicht beibringen, so ist nun aber begreiflicherweise auch der entgegengesetzte Beweis für begleitende

[1] A. Bethe, Dürfen wir Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Pflügers Archiv f. Physiologie. Bd. 70. 1898. S. 15 ff. J. Loeb, Einleitung in die vergl. Gehirnphysiologie und vergleich. Psychologie. 1899. Vgl. hierzu meine Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele[4]. S. 372 ff.

[2] Fechner, Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen. 1848. 2. Aufl. 1899.

[3] Näheres über Instinkt und Instinkthandlungen vgl. unten Abschn. IV, Kap. VII und Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele[4]. S. 461 ff.

psychische Vorgänge bis herab zu der Stufe, wo bereits ein ausgedehnterer, in Erinnerungsassoziationen sich kundgebender Zusammenhang deutlich wird, unmöglich zu führen. Wenn sich z. B. die Reaktionen der Ziliaten und Flagellaten durch die Einheitlichkeit der über den ganzen Körper ausgedehnten Reizbewegungen augenfällig von den Bewegungen des freien Protoplasmas unterscheiden, so kann man auch darin einen zwingenden Beweis solcher Art nicht erblicken[1]. Denn es ist nicht unmöglich, daß der protoplasmatische Körper jener Protozoen eine zusammenhängende Struktur besitzt, die eine Einheitlichkeit der Reaktion auch auf rein mechanischem Wege begreiflich machen könnte.

Ebensowenig wie die einseitig mechanistische Deutung der Bewegungen niederer Tiere ist nun aber die Annahme eines Beseeltseins und eines Bewußtseins der Pflanzen beweisbar. Auch erkennt FECHNER, einer der Hauptvertreter dieser Ansicht, ausdrücklich an, daß er nicht sowohl durch Beobachtung als aus allgemeinen philosophischen Gründen zu ihr gekommen sei, daher er denn der Erde und den andern Weltkörpern ebenfalls ein Bewußtsein zuschreibt, zu welchem die individuellen Bewußtseinsformen der auf ihnen lebenden Pflanzen und Tiere als ihre Teile gehören sollen[2]. Eine gewisse Berechtigung läßt sich nun allerdings solchen Hypothesen insofern nicht absprechen, als sie auf die innere Unmöglichkeit der Annahme hinweisen, das psychische Leben könne irgendwo und irgendwann plötzlich entstehen, ohne daß in den allgemeinen Substraten der Lebensvorgänge dazu schon die allgemeinen Bedingungen gegeben wären. Aber die Frage, wie man sich diese Bedingungen zu denken habe, ist eine metaphysische; sie liegt außerhalb der Psychologie und ihrer empirischen Aufgaben. Die direkten Argumente, die FECHNER und andere Verteidiger der Pflanzenseele für ihre Ansicht beibringen, bestehen daher auch nicht sowohl in wissenschaftlichen Argumenten als in phantasievollen Analogien.

Schon in der ersten Auflage dieses Werkes habe ich die durch Assoziationen vermittelte Kontinuität des Bewußtseins als das nächste Merkmal bezeichnet, das nach den objektiven Symptomen, in denen es sich zu erkennen gibt, auf die Existenz psychischer Vorgänge und auf die Stufe der psychischen Entwicklung zurückschließen lasse[3]. Wenn nun in den neueren Erörterungen über die Grenzen des Psychischen von verschiedenen Autoren das »Gedächtnis« ein solches Kriterium genannt worden ist, so ist darunter wohl der Sache nach das nämliche gemeint[4]. Aber der Ausdruck scheint mir wenig zweckmäßig zu sein, weil er, der populären Psychologie und der ihre Begriffe aus

---

[1] H. G. JENNINGS, Contributions to the Study of the behavior of lower Organisms. Publ. of the Carnegie Instit. 1904. p. 103 ff., 233 ff.

[2] FECHNER, Zendavesta oder über die Dinge des Himmels und des Jenseits. I. 1851. Dazu meine Rede zu FECHNERS 100jähr. Geburtstag, 1901, S. 13 ff.

[3] Grundzüge der physiolog. Psychologie. 1. Aufl. 1874. S. 711 ff.

[4] A. BETHE, Pflügers Archiv. Bd. 70. 1898. S. 86. J. LOEB, Einleitung in die vergleich. Gehirnphysiologie usw. 1899. S. 139 ff. Davon abweichend stellt F. LUKAS für die Annahme psychischer Eigenschaften die Bedingung, daß solche dem betreffenden Wesen für sein Leben nützlich sein müßten (Psychologie der niedersten Tiere, 1905, S. 18), ein teleologisches Prinzip, welches, abgesehen von den sonstigen Bedenken, die es erweckt, das Wunder der plötzlichen Entstehung des Bewußtseins jedenfalls dadurch nicht vermeidet, daß es einen Nutzen von ihr verlangt. Irgend einen Nutzen pflegt man jedem Wunder zuzuschreiben.

dieser entlehnenden Vermögenspsychologie entnommen, an der ganzen Unbestimmtheit und Unexaktheit leidet, die diesen Begriffen eigen ist. Auf der einen Seite ist er daher namentlich von Physiologen zuweilen für Erscheinungen gebraucht worden, bei denen lediglich die vielfach zu beobachtende Erleichterung von Bewegungen infolge ihrer Wiederholung und der dabei stattfindenden Beseitigung von Hemmungen in Frage kommt, so daß man von einem Sinnes-, Muskelgedächtnis oder selbst von einer allgemeinen Gedächtnisfunktion der Materie gesprochen hat[1]. Auf der andern Seite hat man ihn auf das »assoziative Gedächtnis« einzuschränken gesucht. Versteht man aber die Assoziation in dem geläufigen und hierbei offenbar gemeinten Sinne als Wiedererinnerung an länger zurückliegende Eindrücke, so ist dieser Begriff nicht nur allem Anscheine nach zu eng, sondern es bleibt wiederum unbestimmt, was man als sicheres Zeichen einer solchen Erinnerungsassoziation anzusehen habe. Unter allen Umständen dürfte es also rätlich sein, auch hier von dem Vermögensbegriff zu abstrahieren und statt dessen auf die elementaren Bedingungen der psychischen Vorgänge selbst zurückzugehen. Das ist um so mehr geboten, weil der vulgäre Gedächtnisbegriff zwei Momente miteinander vermengt, die in verschiedener Weise bedeutsam für die Unterscheidung der Stufen psychischer Entwicklung sind: nämlich die unmittelbare Kontinuität der einzelnen psychophysischen Vorgänge, und die Verbindung neu eintretender Prozesse mit solchen, die durch andere und durch leere Strecken von ihnen getrennt sind. Dies führt notwendig zu einem unteren Grenzbegriff, der durch eine Reihe diskreter Punkte symbolisiert werden kann, die sämtlich außer Zusammenhang miteinander stehen. Ein solches Bild würde aber, da ihm alle Merkmale des Psychischen abhanden gekommen sind, schließlich auf jede beliebige Materie angewandt werden können, im Einklang mit dem Leibnizschen Satze: »die Körper sind momentane Geister«. Nur muß man sich freilich bei diesem Satze gegenwärtig halten, daß momentane Geister die Eigenschaften eingebüßt haben, die wir als Merkmale des geistigen Lebens betrachten.

2. Allgemeine Übersicht der Differenzierung der psychischen Funktionen und ihrer Substrate.

Die organische Zelle in den Anfängen ihrer Entwicklung stellt entweder eine hüllenlose, in allen ihren Teilen kontraktile Protoplasmamasse dar, oder sie enthält bewegliches Protoplasma innerhalb einer festeren und bewegungslosen Begrenzungshaut. In diesen Formen treten uns zugleich die niedersten selbständigen Organismen entgegen, an denen wir Bewegungsvorgänge wahrnehmen, die sich auf psychische Motive beziehen lassen (Fig. 3). Die Substrate der elementaren psychischen Funktionen erscheinen hier noch vollkommen ungetrennt und zugleich über die ganze Leibesmasse verbreitet. Der einzige Sinn, der deutlich funktioniert, ist der

[1] Hering, Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organischen Materie. 1876. Hensen, Über das Gedächtnis. 1877. (Rektoratsrede.) R. Semon, Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. 1904.

Tastsinn: die Eindrücke, die auf irgend einen Teil des kontraktilen Protoplasmas stattfinden, lösen zunächst an der unmittelbar berührten Stelle eine Bewegung aus, die sich dann in zweckmäßiger Koordination über den ganzen Körper verbreiten kann. In ihrem unmittelbar an den Reiz gebundenen Verlauf tragen diese Bewegungen noch durchaus den Charakter physiologischer Reizbewegungen an sich, bei denen wir gleichzeitige elementare psychische Vorgänge mehr nach dem Prinzip der Kontinuität der Entwicklung voraussetzen, als nachweisen können.

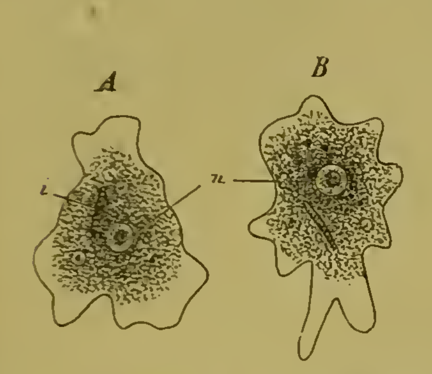


Fig. 3. Eine Amöbe in zwei verschiedenen Momenten ihrer Bewegung. *n* Kern. *i* aufgenommene Nahrung.

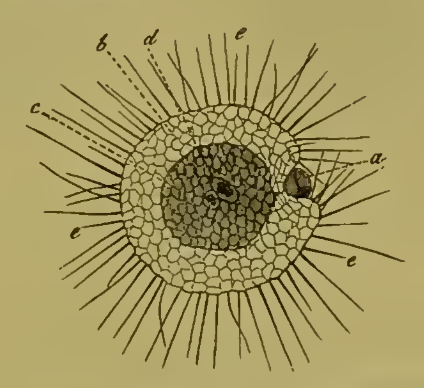


Fig. 4. Actinosphärium. *a* ein aufgenommener Bissen, welcher in die weiche Leibesmasse eingedrückt wird. *b* Kortikalschicht des Körpers. *c* zentrales Parenchym. *d* Nahrungsballen in dem letztern. *e* Wimpern der Kortikalschicht.

Die deutlichen Symptome psychischer Funktionen zeigen sich dagegen bei jenen Protozoen, bei denen sich aus der Umhüllungsschichte der kontraktilen Leibessubstanz besondere Bewegungsapparate, Zilien und Ruderfüße, entwickelt haben (Fig. 4). Nicht selten geht diese Entwicklung Hand in Hand mit der Differenzierung der Ernährungsfunktionen, mit der Ausbildung einer Nahrungsöffnung und Verdauungshöhle, zu denen häufig noch ein offenes Kanalsystem hinzukommt, in welchem durch eine kontraktile Blase die Saftbewegung unterhalten wird. Die Wimpern, welche diesen Infusorien eine ungleich raschere Beweglichkeit verleihen, als sie den bloß aus zähflüssiger Leibesmasse bestehenden niedersten Formen der Moneren und Rhizopoden zukommt, funktionieren zugleich als Tastorgane, und zuweilen scheinen sie außerdem gegen Licht empfindlich zu sein. Auch der bei manchen Infusorien vorkommende rote Pigmentfleck steht möglicherweise zur Lichtempfindung in Beziehung; doch ist seine Deutung als primitives Sehorgan immerhin unsicher.

Eine eingreifendere Scheidung der psychischen Funktionen vollzieht sich dann erst gleichzeitig mit der physiologischen Arbeitsteilung bei den zusammengesetzten Organismen. Indem sich der Keim derselben in eine Mehrheit von Zellen spaltet, erscheinen diese ursprünglich noch

gleichartig und zeigen demnach auch nicht selten in übereinstimmender Weise die primitive Kontraktilität des Protoplasmas. Aber indem sich die Zellen weiterhin nach Stoff und Form verändern, und indem aus ihnen selbst und aus ihren Wachstumsprodukten die Gewebe und Organe des Pflanzen- und Tierkörpers hervorgehen, scheiden sie sich zugleich immer vollständiger in bezug auf ihre Funktion. Über den Bedingungen, die diesem die gesamte organische Natur umfassenden Prozeß der Differenzierung zugrunde liegen, schwebt noch ein Dunkel. Wir sind hier im wesentlichen auf die Kenntnis der äußern Formumwandlungen beschränkt, in denen jene Entwicklung ihren Ausdruck findet.

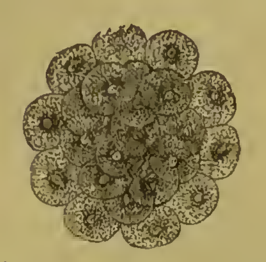


Fig. 5. Der Eidotter im letzten Stadium der Dotterfurchung.

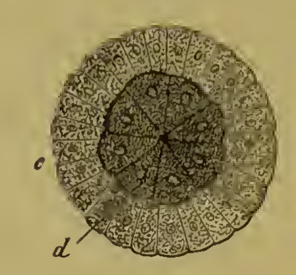


Fig. 6. Sonderung der aus der Dotterfurchung hervorgegangenen Zellenmasse in einen peripheren und zentralen Teil (*c* und *d*).

In der Pflanze gelangen augenscheinlich die nutritiven Funktionen zu einer so mächtigen Ausbildung, daß namentlich die höheren Pflanzen fast ganz in der Vermehrung und Neubildung organischer Substanz aufgehen. Im Tierreich dagegen besteht der Entwicklungsprozeß vorwiegend in der sukzessiv erfolgenden Scheidung der animalen von den vegetativen Funktionen und in einer daran sich anschließenden Differenzierung jeder dieser Hauptrichtungen in ihre einzelnen Gebiete. Die ursprünglich gleichartige Zellenmasse des Dotters sondert sich zuerst in eine periphere und in eine zentrale Schicht von abweichender Formbeschaffenheit (Fig. 5 und 6), indes sich der Dotterraum allmählich zur künftigen Leibeshöhle erweitert. In diesem Stadium scheinen Empfindung und Bewegung ausschließlich an die äußere Zellenschicht, das Ektoderm, die nutritiven Funktionen an die innere, das Entoderm, gebunden zu sein. Auf einer weiteren Entwicklungsstufe bildet sich dann zwischen beiden eine weitere Schicht von Zellen aus, das Mesoderm. Von den Coelenteraten an bis herauf zu den Wirbeltieren ist auf diese Weise der Anfang der Entwicklung ein gleichartiger, indem mit der Trennung in die drei Keimschichten die Differenzierung der Organe beginnt. Die äußere dieser Schichten wird zur Grundlage des Nervensystems und der Sinnesorgane sowie der Muskulatur, die innere liefert die Ernährungsapparate, die mittlere das Gefäßsystem. Bei den Wirbeltieren geht überdies die Anlage des Skelets aus dem Ektoderm hervor.

Mit dieser Scheidung der Organe differenzieren sich zugleich die

ihnen angehörenden Gewebselemente. Nachdem die Sonderung in Ektoderm und Entoderm eingetreten ist, finden sich zunächst in den Zellen des ersteren noch die Funktionen der Empfindung und Bewegung vereinigt. Indem nun aber diese an besondere, auch räumlich voneinander entfernt liegende Zellen übergehen, entwickeln sich verbindende Elemente, die den funktionellen Zusammenhang jener vermitteln. So entsteht eine dritte Gattung von Zellen, die, in die Verbindungswege zwischen den Sinnes- und Muskelzellen eingeschaltet, hauptsächlich die Funktion von Organen der Aufnahme und Übertragung der Reize übernehmen. Die Sinneszellen werden nun zu äußeren Hilfselementen, die zur Aufnahme der physikalischen Reizvorgänge bestimmt sind; sie erfahren damit zugleich eine Differenzierung, die sie für die Erregung durch verschiedene Formen äußerer Bewegungsvorgänge geeignet macht. Ebenso werden die kontraktilen Zellen zu Hilfselementen, welche die auf sie übertragenen Erregungen aufnehmen und in äußere Bewegungen umsetzen. Zu den Mittelpunkten der psychischen Funktionen werden aber die Zellen dritter Art, die Nervenzellen, die durch ihre Ausläufer und deren Verbindungen mit den Sinnes- und Muskelzellen den Zusammenhang jener Funktionen herstellen. Auf diese Weise bietet sich uns als einfachstes Schema eines Nervensystems die Verbindung einer zentral gelegenen Nervenzelle mit einer Sinneszelle auf der einen und einer kontraktilen Muskelzelle auf der anderen Seite, die, beide der Außenwelt zugekehrt, die Aufnahme von Sinneseindrücken und die motorische Reaktion auf dieselben bewirken.

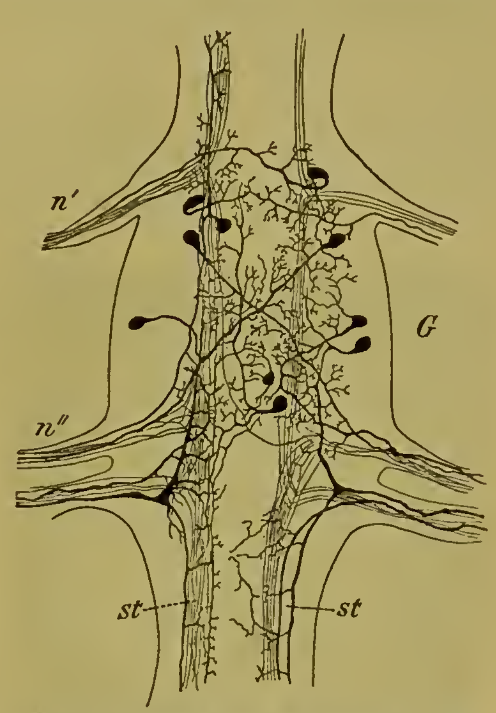


Fig. 7. Ganglion des Bauchstrangs vom Regenwurm (Lumbricus), nach Retzius. *G* Ganglion. *st* Bauchstrang. *n′*, *n″* Nerven.

Aber dieses einfachste Schema ist ohne Zweifel nirgends verwirklicht. Sobald es zur Ausbildung besonderer Nervenzellen kommt, treten diese sofort in vielfacher Zahl auf, hinter- und nebeneinander zu Reihen verbunden, so daß nun zahlreiche dieser Zellen erst durch die Vermittlung anderer mit den Außengebilden in Verbindung stehen. Mit dieser Vermehrung der zentralen Elemente ergreift dann der Prozeß der Differenzierung die Nervenzellen selbst. Sie gewinnen verschiedene Funktion je

nach den Verbindungen, in die sie untereinander und mit den peripheren Organen gebracht sind. Jene, die den Endorganen näher liegen, werden zu psychophysischen Hilfsfunktionen verwendet, die ohne Beteiligung des Bewußtseins von statten gehen. Andere treten in nächste Beziehung zu den nutritiven Verrichtungen: sie unterhalten und regulieren die physiologischen Vorgänge der Sekretion und der Blutbewegung; damit treten sie aus dem unmittelbaren Konnex der körperlichen Grundlagen des Seelenlebens, um nur noch in mittelbarer Weise auf dieses einen Einfluß auszuüben. Diese fortschreitende Differenzierung der Funktionen und ihrer Substrate innerhalb des Nervensystems findet ihren Ausdruck in der relativen Massezunahme der nervösen Elemente und in der Ausbildung besonderer Nervenzentren, die aus Anhäufungen zahlreicher Nervenzellen und ihrer fibrillären Ausläufer zusammengesetzt sind. Solche Zentren sind die Ganglien der Wirbellosen, die in den verschiedensten Abstufungen der Entwicklung vorkommen, von den verhältnismäßig einfach gestalteten Nervenringen der Coelenteraten, der niederen Würmer und Mollusken an bis zu den gehirnartigen Ganglienmassen der Arthropoden und höheren Mollusken (Fig. 7).



Fig. 8. Fruchthof des Kaninchens mit der Embryonalanlage. *a* Primitivrinne mit dem Primitivstreifen in der Tiefe. *b* Embryonalanlage. *c* innerer leierförmiger Teil des Fruchthofs. *d* äußerer kreisrunder Teil desselben.



Fig. 9. Querschnitt durch eine Hälfte des Medullarrohrs, nach His. Rechts, an der Innenwand des Rohrs liegen noch unveränderte Keimzellen, links, nach außen, sich entwickelnde Nervenzellen. *m* vordere (motorische), *s* hintere (sensible) Nervenwurzel.

In der Klasse der Wirbeltiere endlich tritt die Bedeutung der Nervenzentren für die gesamte Organisation von Anfang an in ihrer Beziehung

zur äußeren Körperform und zu der Ausbildung der verschiedenen Organsysteme hervor. Unmittelbar nach der Trennung der Bildungsmassen in die zwei Schichten der Keimanlage entsteht nämlich hier inmitten des Ektoderms eine nach oben offene Rinne, in deren Tiefe ein dunkler Streif, der Primitivstreif, die Körperachse des künftigen Organismus bezeichnet (Fig. 8). Jene Rinne schließt sich später zum Medullarrohr, der Anlage des Rückenmarks und seiner Umhüllungen, aus der oben als seine Erweiterung die Anlage des Gehirns hervorwächst. Mit der Schließung des Medullarrohres beginnt dann zugleich die Differenzierung der Keimzellen zu Nervenzellen, indem jene wachsen und Ausläufer aus sich hervorsprießen lassen, die in die verschiedenen Zellenfortsätze übergehen (Fig. 9)[1].

Hiermit beginnen diejenigen Differenzierungen der Funktionen und ihrer Substrate, deren Untersuchung die Aufgabe der folgenden Kapitel sein wird. Wir gehen hierbei aus von der Betrachtung der Bauelemente des Nervensystems nach ihren morphologischen und chemischen Eigenschaften. An sie schließt sich die Frage nach der Natur der in diesen Elementen wirksamen Vorgänge oder das Problem einer physiologischen Mechanik der Nervensubstanz. Hierauf soll eine kurze Beschreibung der Formentwicklung der Nervenzentren, mit besonderer Rücksicht auf die Bauverhältnisse des menschlichen Gehirns, die beiden Hauptaufgaben vorbereiten, die sich auf die zusammengesetzten Leistungen des Nervensystems beziehen. Diese Aufgaben selbst bestehen aber zunächst in der Ermittelung des Verlaufes der nervösen Leitungsbahnen, wie er durch die besonderen Verbindungen der Elementarteile bedingt ist, und sodann in der Beantwortung der letzten für die Beziehungen zu den psychischen Lebensvorgängen wichtigsten Frage nach der physiologischen Funktion der Zentralteile.

[1] His, Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abt. 1890, S. 95 ff.

Zweites Kapitel.

Bauelemente des Nervensystems.

1. Formelemente.

In die Zusammensetzung des Nervensystems gehen dreierlei Formelemente ein: erstens Zellen von eigentümlicher Form und Struktur, die Nervenzellen oder Ganglienzellen, zweitens faserige Gebilde, die als Fortsätze dieser Zellen entstehen, die Nervenfasern, und drittens eine teils feinkörnige, teils fibrilläre Substanz, Punktsubstanz genannt, die feinste Verzweigungen von Nervenfasern und von Ausläufern der Nervenzellen enthält. Dazu kommt eine dem Bindegewebe zugerechnete Zwischensubstanz von teils faseriger, teils formloser Beschaffenheit. Die Nervenzellen mit der sie umgebenden fibrillären Punktsubstanz machen einen wesentlichen Bestandteil aller Zentralteile aus. In den höheren Nervenzentren sind sie aber auf bestimmte Gebiete beschränkt, die durch ihren größeren Reichtum an Blutkapillaren, sowie durch Pigmentkörnchen, die sowohl im Protoplasma der Zellen wie in der Punktsubstanz angehäuft sind, eine dunklere Färbung besitzen. Durch die Begrenzung dieser grauen Substanz gegen die weiße oder Marksubstanz lassen sich daher leicht mit freiem Auge die zellenführenden Teile der Zentralorgane erkennen. Dabei verdankt die Marksubstanz ihre eigentümliche Beschaffenheit hauptsächlich den Markhüllen, mit denen sich die aus der grauen Substanz hervortretenden Nervenfasern umgeben. Die bindegewebige Kittsubstanz bildet als weiche, größtenteils formlose Masse, Neuroglia, den Träger der zentralen Zellen und Fasern. Als ein festeres, sehnenähnlich gefasertes Gewebe durchzieht und umhüllt sie die peripheren Nerven in der Form des Neurilemma; als eine glasartig durchsichtige, sehr elastische Haut, die nur an einzelnen Stellen Zellkerne führt, umkleidet sie die meisten peripheren und einen Teil der zentralen Nervenfasern in der Gestalt der SCHWANNschen Primitivscheide. Diese Kittsubstanzen bilden ein stützendes Gerüste für die nervösen Elemente; außerdem sind sie die Träger der Blutgefäße, und das Neurilemma verleiht den nicht durch feste Knochenhüllen geschützten peripheren Nerven die erforderliche Widerstandskraft gegen mechanische Einwirkungen.

a. Die Nervenzellen.

Die Nervenzellen (Fig. 10—14) entbehren wahrscheinlich überall der eigentlichen Zellhülle. Sie stellen bald runde, bald mehreckig ge-

staltete Protoplasmaklumpen dar, die so außerordentliche Größenunterschiede zeigen, daß manche kaum mit Sicherheit von den kleinen Körperchen des Bindegewebes unterschieden werden können, während andere die Sichtbarkeit mit bloßem Auge erreichen. Gegen das körnig getrübte Protoplasma kontrastiert der lichte, deutlich bläschenförmige und mit einem Kernkörperchen versehene Kern. In den Zentralorganen sind die Zellen ohne weiteres in die weiche Bindesubstanz eingebettet, in den Ganglien



Fig. 10. Bipolare Nervenzelle aus dem Vorderhorn des Rückenmarks vom Rinde, ohne Behandlung mit färbenden Reagentien, nach JUL. ARNOLD.

Fig. 11. Multipolare Ganglienzelle, mit Anilinfärbung, nach BETHE.

sind sie meistens von einer bindegewebigen und elastischen Scheide umgeben, die oft unmittelbar in die Scheide einer abgehenden Nervenfaser sich fortsetzt. Einen charakteristischen Bestandteil der Nervenzellen bilden die Fortsätze derselben, von denen in der Regel einer, der Achsenfortsatz, auch Nervenfortsatz oder Neurit genannt, unmittelbar in eine Nervenfaser übergeht, während die anderen, die Dendriten oder Protoplasmafortsätze, sofort oder nach kurzem Verlaufe sich in feine Fibrillen verästeln. Statt aus der Zelle selbst können übrigens solche dendritenartige Fortsätze auch aus dem Achsenfortsatze sich abzweigen (*c* Fig. 14). Sie werden dann als Kollateralen bezeichnet. Besonders

ausgebildet findet sich dieser doppelte Typus an vielen größeren Nervenzellen im Rückenmark und Gehirn der Wirbeltiere.

Indem die Nervenfasern nicht bloß, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, ursprünglich aus den Nervenzellen hervorwachsen (Fig. 9), sondern auch fortan mit diesen als deren Fortsätze in Verbindung bleiben, bilden sie demnach keine selbständigen Elemente des Nervensystems, sondern dieses läßt sich in seinem ganzen Zusammenhange als ein großes Konglomerat von Nervenzellen betrachten, die durch fibrilläre Ausläufer miteinander verflochten sind. Dieses Verhältnis macht nur bei denjenigen Ausläufern der zentralen Zellen, die mit den peripheren Organen in Verbindung treten, einer scheinbar größeren Selbständigkeit der fibrillären Elemente Platz. Doch besitzen selbst die Fibrillen der oft große Entfernungen kontinuierlich durchlaufenden Muskel- und Hautnerven an sich nur den Charakter weit sich erstreckender Zellenfortsätze. Es ist daher auch vorzugsweise die Nervenzelle, die in bezug auf die Zahl und das sonstige Verhalten ihrer Fortsätze sowie in ihrer eigenen Struktur charakteristische, innerhalb der verschiedenen Teile des Nervensystems vielfach abweichende Eigenschaften darbietet[1]. Bei stärkerer Vergrößerung lassen die meisten Nervenzellen schon ohne Behandlung mit eingreifenden Reagentien eine fibrilläre Struktur erkennen, während überdies schollenartige Körnchenanhäufungen zwischen die Fibrillennetze gelagert sind und sich der Kern noch von einem besonderen Körnchen- und Fibrillennetz umsponnen zeigt (Fig. 10). Behandlung mit Färbemitteln läßt dann jene Körnchenanhäufungen, nach ihrem Entdecker die NISSL'schen Körper (auch Tigroidkörper, Chromatophoren) genannt, noch deutlicher hervortreten, da sie die Farbstoffe anziehen, während die Fibrillen und die amorphe Grundsub-

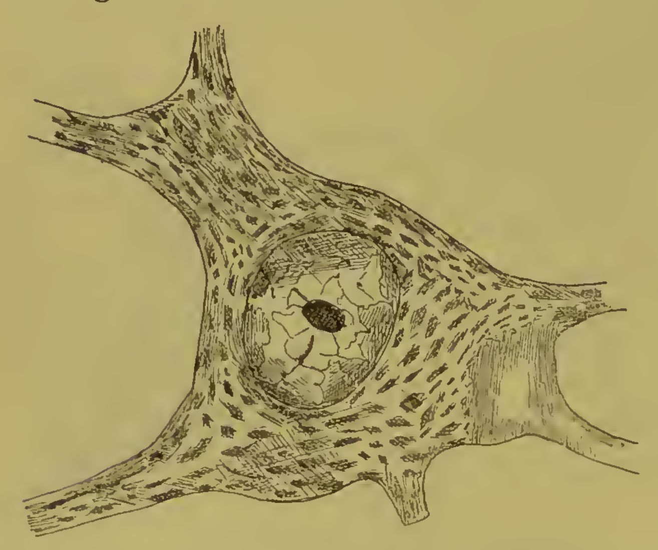
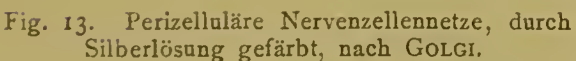


Fig. 12. Multipolare Ganglienzelle mit deutlich doppelter Ursprungsform der Fibrillen (DEITERSscher Typus), nach NISSL. (Rechts der Nervenfortsatz.)

[1] DEITERS, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugetiere. Braunschweig 1865, S. 53 f. HIS, Archiv für Anatomie. Supplementband 1890, S. 95 ff. v. LENHOSSEK, Der feinere Bau des Nervensystems. 2. Aufl. 1895, S. 36 ff. HELD, Archiv für Anatomie. 1897, S. 204. Suppl. S. 273. BETHE, Archiv für mikroskop. Anatomie. 1900, Bd. 55, S. 513. GOLGI, Verhandl. der anatom. Gesellschaft zu Pavia. 1900.

stanz ungefärbt bleiben (Fig. 11). Dabei zeigt sich zugleich, daß diese Schollen in einem eigentümlichen Verhältnis zu den verschiedenen Formen der Zellenausläufer stehen, indem sie sich an den Stellen, wo die Dendriten entspringen, stärker anhäufen, während sie dort fehlen, wo der Achsenfortsatz oder Neurit hervortritt (Fig. 12 unten rechts). Neben den im Innern der Zellensubstanz verlaufenden Fibrillennetzen, die durch ihren Übergang in die Fortsätze ihre nervöse Natur zu erkennen geben, finden sich endlich zuweilen noch perizelluläre Fibrillennetze, die korbartig die Außenwand der Zelle umspinnen und, da sie meist in die Dendriten hinein verfolgt werden können, wohl ebenfalls nervöse Gebilde sind (Fig. 13).




Fig. 13. Perizelluläre Nervenzellennetze, durch Silberlösung gefärbt, nach GOLGI.

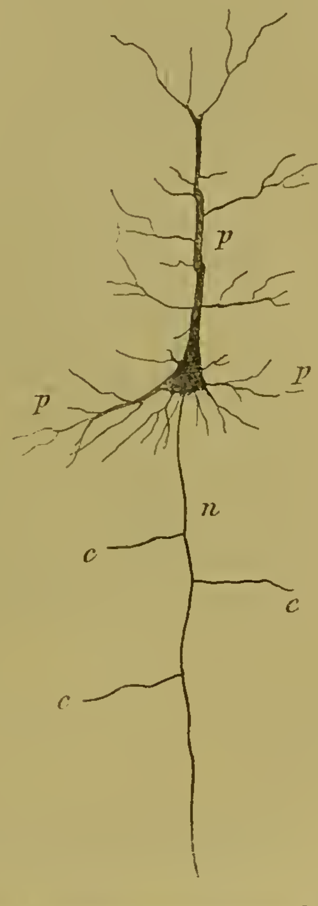


Fig. 14. Pyramidenzelle aus der Großhirnrinde, mit Silberlösung gefärbt, nach RAMON Y CAJAL. *pp* Dendriten. *n* Neurit. *cc* dessen Kollateralen.

Nach der Anzahl der Fortsätze, die sie aussenden, pflegt man die Nervenzellen in unipolare, bipolare und multipolare zu scheiden. Unter ihnen sind aber die unipolaren überhaupt selten und, wo sie vorkommen, wahrscheinlich erst sekundär während des Wachstums aus der ursprünglich bipolaren Form durch Verschmelzen der beiden Fortsätze,

die sich sofort nach dem Austritt aus der Zelle wieder trennen, entstanden (vgl. unten *Z₁* Fig. 21). Die bipolare Form findet sich namentlich in peripher gelegenen Gebieten, z. B. in den Spinalganglien, in der Retina und in den sympathischen Ganglien. Die große Mehrzahl der Nervenzellen ist aber multipolar, wobei aus jeder Zelle nur ein Achsenfortsatz und unbestimmt viele Dendriten zu entspringen pflegen. Durch die abweichenden Eigenschaften nicht bloß der Fortsätze selbst, sondern auch der Teile der Zelle, mit denen sie in Verbindung stehen (Fig. 12), wird besonders in



Fig. 15. PURKINJEsche Zellen aus der Rinde des Kleinhirns, mit stark verästelten Dendriten, nach KÖLLIKER. *n* Nervenfortsatz. *k* Kollateralen desselben.

diesem Fall die Vermutung einer funktionellen Bedeutung dieser Unterschiede nahegelegt. In der Tat sind die Fibrillen der in die motorischen Nerven übergehenden großen Zellen der Vorderhörner des Rückenmarks durchweg Achsenfortsätze, während die den höheren Teilen des Rückenmarks zustrebenden Fortsätze der nämlichen Zellen den Charakter von Dendriten besitzen. RAMON Y CAJAL hat daher die Hypothese aufgestellt, die Dendriten seien durchweg der zellulipetalen, die Neuriten der zellulifugalen Leitung bestimmt[1]. Doch ist diese Annahme zweifelhaft,

[1] RAMON Y CAJAL, Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux chez l'homme et chez les vertébrés. 1894.

und jedenfalls kann sie nicht auf alle Nervenzellen angewandt werden, da in vielen Fällen ein Unterschied zwischen den Ausläufern einer Zelle überhaupt nicht aufzufinden ist. Morphologisch unterscheiden sich übrigens die Dendriten, abgesehen von der abweichenden Ursprungsweise aus der Zelle, dem kürzeren Verlauf und den stärkeren Verästelungen, auch noch dadurch von den Neuriten, daß sie, wie der Name Protoplasmafortsätze dies andeutet, eine unregelmäßig knotige, den Körperausläufern der Rhizopoden (Fig. 2) nicht unähnliche Beschaffenheit besitzen (Fig. 14). Auch hat man bei mechanischen, chemischen oder elektrischen Reizeinwirkungen an diesen Fortsätzen amöboide Bewegungen gesehen, Veränderungen, von denen allerdings dahinsteht, ob sie als Lebenserscheinungen, analog der Kontraktion des Protoplasmas und der Muskelsubstanz, und nicht vielmehr als bloße physikalisch-chemische Wirkungen der angewandten Reizmittel zu deuten seien[1]. Nicht in allen Fällen sind ferner die Unterschiede der beiden Arten der Zellenfortsätze gleich deutlich ausgeprägt. Namentlich können die Unterschiede der Verlaufsform zurücktreten oder ganz verschwinden, indem sich auch der Neurit nach kurzem Verlauf in eine große Zahl seiner Zweige auflöst. Daran schließt sich das mannigfache Vorkommen namentlich kleinerer Zellen, bei denen ein bestimmter Unterschied der Fortsätze überhaupt nicht zu bestehen scheint. Man pflegt die Zellen mit ausgeprägt gegensätzlicher Form der Ausläufer (Fig. 12) nach ihrem Entdecker als solche des DEITERSschen, diejenigen mit rascher Teilung des Neuriten als solche des GOLGIschen Typus, endlich die Zellen ohne deutliche Scheidung der Fortsätze als intermediäre oder Schaltzellen zu bezeichnen. Wie der Achsenfortsatz, so bieten endlich auch die Dendriten wechselnde Verhältnisse dar, indem sie sich entweder in einfachere nach bestimmten Richtungen gehende Zweige spalten, wie an den Pyramidenzellen der Großhirnrinde (Fig. 14), oder aber zahlreiche, manchmal weit sich erstreckende Verästelungen bilden, wie an den großen sogenannten PURKINJEschen Zellen der Kleinhirnrinde (Fig. 15).

b. Die Nervenfasern.

Indem die aus den Nervenzellen hervorgehenden Nervenfortsätze die Substrate der Nervenfasern bilden, treten zu dem ursprünglichen Neuriten bei seinem weiteren Verlauf umhüllende Gebilde, deren wechselndes Vorkommen zugleich die hauptsächlichsten Unterschiede im Bau der Nervenfasern bedingt. Der konstante Bestandteil einer Nervenfaser ist, gemäß jenem Ursprung, der dem Nervenfortsatz einer Zelle direkt ent-

[1] RABL-RÜCKHARD, Neurolog. Centralblatt, 1890, S. 199. DUVAL, Soc. de Biologie, 895. Vgl. dazu KÖLLIKER, Verh. der Würzburger phys.-med. Ges. 1895.

stammende Achsenzylinder. Er wird zunächst von der in wulstförmigen Massen sich ausscheidenden Markscheide umhüllt; in noch späterem Verlauf tritt zu dieser eine strukturlose, da und dort mit Kernen besetzte Membran, die SCHWANNsche Primitivscheide (Fig. 17). Die meisten zentralen Nervenfasern besitzen eine Markscheide, aber noch keine Primitivscheide; in der grauen Substanz hört vielfach auch die Markscheide auf. Im Gebiet des sympathischen Nervensystems ist dagegen der Achsenzylinder meist unmittelbar, ohne zwischengelegenes Mark, von der mit Kernen besetzten Primitivscheide umgeben (*c* Fig. 16). Die nämliche Beschaffenheit besitzen durchweg die Nervenfasern der Wirbellosen. Auch bleiben in den peripheren Endorganen als letzte Endzweige der



Fig. 16. Nervenfasern, bei schwacher Vergr. *a* cerebrospinale Nervenfaser mit Primitivscheide, Markscheide und breitem Achsenzylinder in unverändertem Zustande. *b* eine ähnliche Faser, deren Achsenzylinder durch Kollodium zur Gerinnung gebracht ist. *c* sympathische Nervenfaser ohne Markscheide mit feinstreifigem Inhalt und einer mit Kernen besetzten Primitivscheide (sogen. REMAKsche Faser).

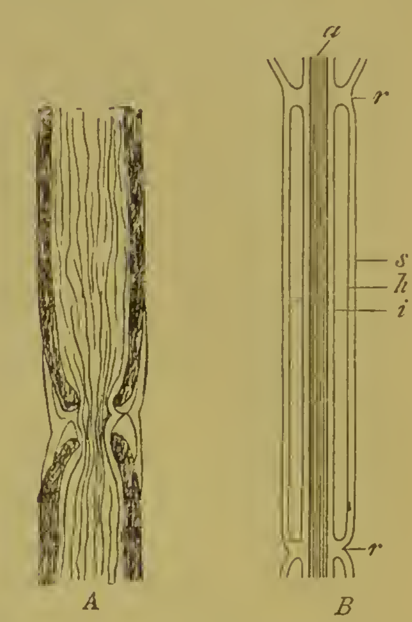


Fig. 17. *A* Längsschnitt einer markhaltigen Nervenfaser, mit gefärbten Fibrillen, bei stärkerer Vergr. *B* Strukturschema einer solchen. *a* Achsenzylinder. *s* SCHWANNsche Primitivscheide. *r r* RANVIERsche Einschnürungen. *h i* Hornscheiden nach KÜHNE.

Nerven oft nur noch schmale Achsenfasern übrig, die sich büschelförmig verzweigen. Unter den genannten drei Hauptbestandteilen zeigen die beiden inneren, die Markscheide und der Achsenzylinder, eine zusammengesetzte Struktur. Zunächst lehrt die Verfolgung einer Nervenfaser über größere Strecken ihres Verlaufs, daß das Mark nicht stetig den Achsenfaden überzieht, sondern daß dasselbe durch Einschnürungen der Primitivscheide, die RANVIERschen Ringe, die sich in ziemlich regelmäßigen Abständen wiederholen, in einzelne durch Querfächer getrennte zylindrische Stücke zerfällt (Fig. 17). Innerhalb eines so durch zwei Querringe (*r*) begrenzten Faserabschnittes soll noch eine doppelte Hülle aus einer dem epithelialen Gewebe verwandten Substanz den Achsenfaden von der Markscheide

trennen (*hi*)[1]. Der Achsenfaden, der ununterbrochen zwischen diesen Einschnürungen hindurchzieht, zeigt sich, wie zuerst MAX SCHULTZE beobachtete, aus zahlreichen Primitivfibrillen zusammengesetzt, die ihm an vielen Stellen, namentlich an seinen Ursprungsorten aus Nervenzellen, ein fein gestreiftes Aussehen verleihen[2]. In den peripheren Endigungen der Nerven treten dann wahrscheinlich diese Primitivfibrillen in die dendritenförmigen Endzweige ein, in die sich hier vielfach die Nervenfasern auflösen. Nach allem diesem darf man annehmen, daß der Achsenfaden der für die Leitung der nervösen Prozesse wesentliche Bestandteil der Nervenfaser ist, während der Markscheide wohl eher eine nutritive Funktion, den sonstigen Umhüllungen aber nur die Bedeutung von Schutzgebilden zukommt. Diesem Verhältnis entspricht es auch, daß bei der Entwicklung des Nervensystems die Markscheidenbildung der Entstehung der Achsenfasern erst verhältnismäßig spät nachfolgt. Immerhin verrät sich die große Bedeutung derselben darin, daß diejenigen Nervenfasern, die sich mit einer Markhülle umgeben, erst von diesem Zeitpunkte an deutliche Symptome der Reizbarkeit sowie überhaupt der Funktionsfähigkeit erkennen lassen[3].

So wichtig hiernach die Nervenfortsätze und die aus ihnen hervorgehenden Nervenfasern für die Verbindung der Nervenzellen mit den peripheren Anhangsgebilden des Nervensystems, den Sinnesorganen, Drüsen, Muskeln usw. sind, so scheinen sie doch, namentlich bei den Wirbeltieren, nur selten einen direkten Zusammenhang verschiedener Nervenzellen zu vermitteln; vielmehr scheint ein solcher hauptsächlich durch jenen Kontakt zustande zu kommen, in den die Dendriten und Kollateralen überall in der grauen Substanz miteinander treten. Diesem Verhältnis entsprechen nun auch die Beobachtungen über die peripheren Endigungen der Nervenfasern.

c. Periphere Nervenendigungen.

In der Peripherie der Organe bietet sich die Nervenendigung durchweg in einer doppelten Form dar. Bei der ersten spalten sich die Enden der Achsenfasern in netz- oder büschelförmige feinste Fibrillen, die frei zwischen andern, nicht nervösen Gewebselementen endigen. Bei der zweiten geht die Achsenfaser direkt in eine inmitten der Organe oder zwischen ihnen gelegene Endzelle über, die den Cha-

[1] EWALD und KÜHNE, Verhandl. des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F. I, S. 5. Gegen die Präexistenz dieser Hülle sprechen sich übrigens aus: TH. W. ENGELMANN, PFLÜGERS Archiv. Bd. 22, 1890, S. 1 ff. KÖLLIKER, Gewebelehre[6]. II, S. 13.

[2] MAX SCHULTZE, STRICKERS Gewebelehre, S. 108, 1871. APÁTHY, Das leitende Element des Nervensystems. Mitteil. der Zool. Station in Neapel, Bd. 12, 1897, S. 4 ff. A. BETHE, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, 1903, S. 47 ff.

[3] Vgl. unten Kap. V, 2.

rakter einer nach der Peripherie des Körpers vorgeschobenen Nervenzelle entweder ursprünglich besitzt, oder denselben nachträglich durch ein im Laufe der Entwicklung erfolgendes Hineinwachsen einer Nervenfibrille in eine Epithelzelle annimmt. Beide Formen der Nervenendigung finden sich in diesen ihren charakteristischen Unterschieden nebeneinander in den verschiedenen Sinnesorganen, und sie hängen hier offenbar mit wesentlichen Unterschieden in den Arten der Sinneserregung zusammen. Die erste Form tritt uns vor allem in den sensibeln Nervenendigungen der Haut entgegen: der Nervenfaden löst sich hier, sobald er in die unterste Epithelschichte der Haut eingetreten ist, in ein feines Fasernetz auf, dessen dendritenartige Zweige die einzelnen Epithelzellen umspinnen (Fig. 18 *A*). Eine der zweiten Form sich mehr oder minder annähernde Modifikation dieses Verhaltens besteht darin, daß die Fibrillen einzelner Hautnervenfasern teils in die Zellen des Oberhautgewebes, teils in oder zwischen tiefer gelegene Bindegewebszellen eindringen, wodurch dann solche an und für sich nicht nervöse Elemente in eigentümliche Sinnesorgane (Tastzellen, Endkolben, Tastkörper usw.) umgewandelt werden. Dem Typus der Tastnervenendigung entsprechen im wesentlichen auch die Verhältnisse im Gehörorgan. Die zweite Form der Nervenendigung bietet am ausgeprägtesten das Geruchsorgan dar. Jeder Riechnervenfaden tritt nämlich in der Riechschleimhaut in eine zwischen Epithelzellen liegende Nervenzelle, die an ihrem gegenüberliegenden, der freien Sinnesfläche zugekehrten Pol in eine fadenartige Verlängerung übergeht (Fig. 18 *B*). Diesem zweiten Typus entsprechen auch die Nervenendigungen in der Zunge und in der Netzhaut des Auges. In beiden treten die Endfibrillen mit Sinneszellen in Verbindung. Doch scheinen in diesen Fällen die Sinneszellen (die Schmeckzellen, die Zapfen und Stäbchen der Retina)

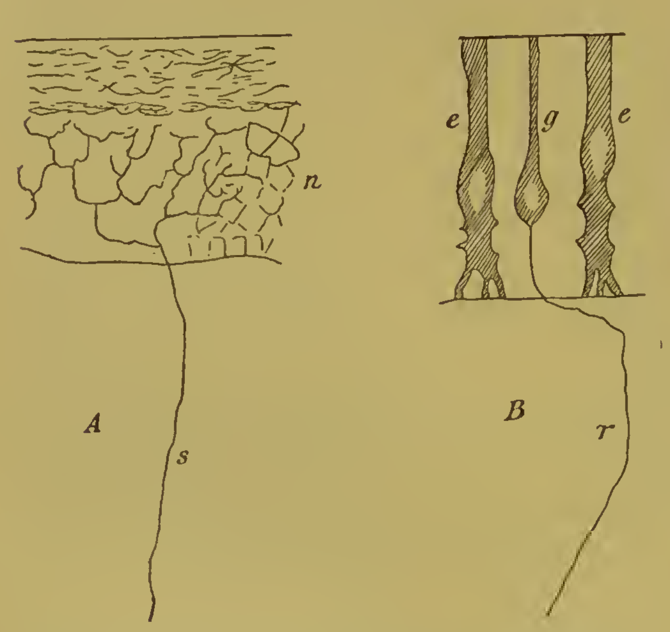


Fig. 18. Typische Formen der Sinnesnervendigung. *A* freie Endigung einer Hautnervenfaser. *s* sensible Faser. *n* Endnetz zwischen den Oberhautzellen. *B* Endigung einer Geruchsnervenfaser. *r* Riechnervenfaser. *g* Riechzelle. *e* Epithelzellen.

nicht ursprüngliche Nervenzellen, sondern Epithelzellen zu sein, die erst durch ihre Verbindung mit Nervenfasern zu Sinneszellen geworden sind[1].

Die Nervenendigung in den Muskeln entspricht im wesentlichen der ersten dieser Formen. Auch hier beobachtet man zunächst mehr oder minder reichliche Spaltungen der Nervenfasern, die an die einzelnen Muskelelemente herantreten. In den Muskeln der Wirbellosen wie der Wirbeltiere durchbohren die Nervenfasern die glashelle elastische Hülle des Muskelfadens, das Sarkolemma. Der Achsenzylinder löst sich hierbei in mit Kernen besetzte Endfibrillen auf, die in einer eigentümlichen Anschwellung, dem Nervenhügel oder der Endplatte verschwinden. Dieses Endgebilde selbst erscheint als eine der kontraktilen Substanz unmittelbar aufgelagerte nervöse Masse, von der aus zuweilen Andeutungen weiterer fibrillärer Fortsetzungen zu den doppelbrechenden Elementen der Muskelsubstanz zu verfolgen sind (Fig. 19). Auch in das Innere der glatten Muskelfasern dringen die Achsenzylinder ein, und sie scheinen sich hier mit den Körnern des Zellkerns zu verbinden[2].

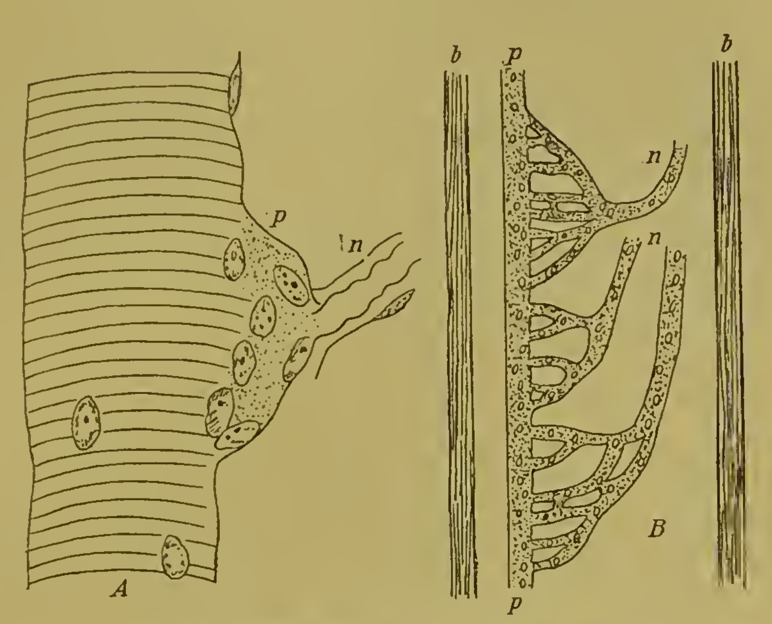


Fig. 19. *A* Quergestreifter Muskelfaden mit Nervenendplatte, von Lepus Cuniculus, nach TH. W. ENGELMANN. *n* markhaltige Nervenfaser. *p* Endplatte. *B* Aus dem elektrischen Organ von Mormyrus oxyrhynchus, nach M. SCHULTZE. *pp* elektrische Platte. *nn* Nervenfasern, die in dieselbe eintreten. *bb* bindegewebiger Scheidenkanal.

Der Nervenendigung im quergestreiften Muskel gleicht schließlich die Art, wie sich in den elektrischen und pseudoelektrischen Organen gewisser Fische die Nervenfasern in eigentümlichen plattenförmigen oder

[1] Näheres über die zentralen und peripheren Endigungen der Sinnesnerven vgl. unten Kap. V und VII.

[2] TH. W. ENGELMANN, Untersuchungen über den Zusammenhang von Nerv und Muskelfaser. 1863. KÜHNE, STRICKERs Gewebelehre, II, 1871, S. 682. A. ROLLETT, Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. Ber. der Wiener Akad., 3. Abt., Bd. 49, 1885. Glatte Muskelfasern: J. ARNOLD, STRICKERs Gewebelehre, I, S. 142. APÁTHY, Archiv für mikr. Anat., Bd. 43, 1894, S. 886.

ringförmigen Gebilden ausbreiten. Solche Endplatten der elektrischen Organe (Fig. 19 *B*) erscheinen als gewaltige, meist mit mehreren Nervenfasern verbundene Ansammlungen von Nervenmasse, die zwischen bindegewebigen Scheidewänden abgelagert sind. Wie nun die Muskeln von den Nervenfasern aus zu Kontraktionen, so werden diese den Muskelendplatten analogen, nur massenhafteren Endgebilde auf demselben Weg zu elektrischen Entladungen angeregt, die, analog den durch die Muskeln vermittelten Fluchtbewegungen, als Schutzmittel der Tiere dienen können. Die elektrischen Organe stehen hiernach zusammen mit den Muskeln als zentrifugal innervierte Apparate den die zentripetale Leitung äußerer Reize vermittelnden Sinnesnervenendigungen gegenüber[1]. Beiderlei Endigungen unterscheiden sich aber wiederum mehr durch die Anhangsgebilde, wie Sinneszellen, Endkolben u. dgl. auf der einen, Endplatten und Muskelelemente auf der andern Seite, als durch die Endigungen der Nerven selbst, die sich überall innerhalb dieser Endgebilde in ein feines Fibrillennetz aufzulösen scheinen[2].

d. Die Neuronentheorie und die physiologische Bedeutung der Nervenzellen.

Da sich die letzten Ausläufer der Nervenzellen und der Nervenfasern nicht selten der weiteren Verfolgung entziehen oder in einem Fibrillennetz ohne erkennbare Verbindung der einzelnen Fasern ihr Ende finden, so wurde hierdurch die Annahme nahe gelegt, die Leitung der nervösen Prozesse werde an vielen Stellen nicht durch einen kontinuierlichen Zusammenhang der fibrillären Elemente, sondern durch Berührungen vermittelt, in die Faserverzweigungen verschiedener Nervenzellen miteinander treten. Durch diese Annahme wird der Nervenzelle eine erhöhte Bedeutung beigelegt. Denn die Funktionen des Nervensystems erscheinen jetzt vor allem an die Funktionsbereiche der einzelnen Zellen gebunden, zu denen die von ihnen ausgehenden fibrillären Elemente gehören. Die Nervenzelle mit ihren Fortsätzen betrachtet man so als die morphologische und demnach mutmaßlich auch als die funktionelle Einheit, auf die schließlich der Aufbau des gesamten Nervensystems zurückführe. Als eine solche Einheit hat man sie mit dem zu ihr gehörigen Territorium fibrillärer Ausläufer und Verzweigungen nach dem Vorschlag von WALDEYER als Neuron bezeichnet. Das ganze zentrale Nervensystem mit seinen in die Peripherie des Körpers sich erstreckenden Anhangsapparaten wird dann als

[1] MAX SCHULTZE, STRICKERS Gewebelehre, 1871, S. 123 ff. GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 1898, I, S. 700 ff.

[2] A. BETHE, Anatomie und Physiologie des Nervensystems, S. 28 ff. DOGIEL, Archiv für mikr. Anatomie, Bd. 35—52, 1890—98. E. BOTEZAT, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 84, 1906, S. 205 ff.

ein System solcher einander teils neben- teils übergeordneter Einheiten aufgefaßt, deren jede eine relative Selbständigkeit besitze, indem in ihr ein kontinuierlicher Zusammenhang stattfinde, wogegen sie mit andern ähnlichen Elementen nur durch die fibrillären Endausbreitungen der einzelnen Neuronen in Kontaktverbindung gesetzt sei[1]. Die Figg. 20 und 21 veranschaulichen diese Hypothese an zwei schematischen Neuronenketten, einer motorischen und einer sensorischen, die zugleich als die Haupt-



Fig. 20. Schema einer motorischen Neuronenkette, nach RAMON Y CAJAL.

Fig. 21. Schema einer sensorischen Neuronenkette.

typen der hier vorkommenden Leitungssysteme gelten können. Das in Fig. 20 dargestellte hypothetische Schema der motorischen Neuronenkette besteht aus zwei Neuronen, von denen das eine (N_I) als motorische Zelle (Z_I) im Vorderhorn des Rückenmarks direkt einer peripheren Muskel-

[1] WALDEYER, Über einige neuere Forschungen im Gebiet der Anatomie des Zentralnervensystems. Deutsche med. Wochenschrift, 1891, Nr. 44—48. Zur Geschichte der Lehre vgl. M. VON LENHOSSEK, Der feinere Bau des Nervensystems², 1895, S. 103 ff. M. VERWORN, Das Neuron in Anatomie und Physiologie, 1900. M. LEWANDOWSKY, Die Funktionen des zentralen Nervensystems, 1907, S. 17 ff.

faser (M) zugeordnet ist, während das zweite (N_{II}) einem höheren Zentralgebiet angehört. Der von der Zelle Z_{II} ausgehende Achsenfaden löst sich nach Abgabe verschiedener Kollateralen in Fibrillen auf, die mit den Dendriten der Zelle Z_I in Kontakt treten. Aus dieser geht dann wiederum ein Achsenfaden hervor, dessen fibrilläre Zerklüftung mit der motorischen Endplatte einer quergestreiften Muskelfaser in Berührung tritt. Das hypothetische Schema der sensorischen Neuronenkette Fig. 21 umfaßt ebenfalls zwei Neuronen, ein peripheres N_I, das in einer bipolaren Spinalganglienzelle Z_I sein Zentrum hat, und ein zentrales N_{II}, das zu irgend einer in den höheren Teilen des Rückenmarks oder Gehirns liegenden Nervenzelle Z_{II} gehört. Das Neuron N_I steht einerseits durch die Endverästelung der peripher gerichteten längeren Faser mit dem Hautgebiet H (vgl. oben Fig. 18 A), anderseits durch die Dendriten des zweiten nach oben gerichteten Fortsatzes mit dem Neuron N_{II} in Kontaktverbindung. Natürlich sind übrigens solche zweigliedrige Neuronenketten nur als einfachste Schemata zu betrachten. Im allgemeinen nimmt man an, daß in den Nervenzentren mehrfache Neuronen zu über- und nebeneinander geordneten Ketten vereinigt seien. Wo sich Nervenzellen als sogenannte Sinneszellen bis in die peripheren Organe vorgeschoben finden (Fig. 18 B), da können dann selbst hier noch möglicherweise ähnliche Verkettungen vorkommen. In der Tat lassen sich, wie wir sehen werden, in diesem Fall die Strukturverhältnisse eventuell als solche periphere Neuronverbindungen deuten (vgl. unten Kap. V und Kap. VII).

Ob die in diesen Schemen dargestellten Beziehungen der einzelnen Zellenterritorien zu einander von allgemeingültiger Bedeutung seien, ist nun aber bestreitbar, und speziell die hauptsächlich von RAMON Y CAJAL entwickelten Anschauungen über den Zusammenhang der Neuronen untereinander haben sich in vielen Fällen anatomisch nicht als haltbar erwiesen. So hat APÁTHY gezeigt, daß besonders bei Wirbellosen in den peripheren Endorganen die Nervenfibrillen nicht in Netzen endigen, sondern unter fortwährender Gabelung schließlich in die Substanz der Muskel- und Sinneszellen überzugehen scheinen, und ebenso, daß die Ausläufer der Ganglienzellen vielfach in ihrem direkten Übergange in die Neurofibrillen anderer Ganglienzellen zu verfolgen sind. Eine andere wichtige Beobachtung, die mit der Bedeutung, welche die Neuronentheorie den Ganglienzellen einräumt, nicht vereinbar scheint, ist von BETHE ebenfalls bei Wirbellosen gemacht worden. Danach enthalten die Ganglienknoten dieser Tiere zum Teil gar keine Nervenzellen, sondern sie bestehen bloß aus einem Flechtwerke von Nervenfibrillen, in welchem aber gleichwohl ein Zusammenhang sensorischer und motorischer Fasern stattfinden muß, da

solche ganglienfreie Nervenknoten Reflexe vermitteln können[1]. Vom physiologischen Standpunkte aus hat sodann PFLÜGER auf die Notwendigkeit eines einheitlichen Substrates für den funktionellen Zusammenhang der Nervenzentren mit ihren peripheren Anhangsorganen hingewiesen, welchem die zersplitternde Auffassung der Neuronentheorie nicht gerecht werde, wogegen im allgemeinen auch hier die anatomischen Tatsachen für eine ununterbrochene Verbindung der zentralen Elemente mit den Sinnes-, Muskel- und Drüsenzellen sprechen[2]. Anderseits läßt sich jedoch nicht verkennen, daß namentlich bei den Zentralorganen der Wirbeltiere die Verzweigungen der Leitungsbahnen, sowie die Erscheinungen der Stellvertretung der Funktionen ausgeschalteter Zentralteile, auf die wir unten (Kap. VI) kommen werden, mit dem Schema der Neuronenverbindung am leichtesten sich vereinigen lassen, wie denn auch anatomisch das Strukturbild des Vertebratengehirnes vorzugsweise diesem Schema als Unterlage gedient hat und mit der von manchen Autoren nach dem Vorgange von MAX SCHULTZE vertretenen Vorstellung eines ununterbrochenen Zusammenhanges aller Neurofibrillen in Widerspruch getreten ist. Wie dem aber auch sei, jedenfalls läßt sich die Neuronentheorie im Sinne eines allgemeingültigen Strukturbildes namentlich nach den Ermittelungen bei Wirbellosen nicht mehr aufrecht erhalten, während ihr immerhin vielleicht für die Verhältnisse in den höheren Zentralorganen eine partielle Richtigkeit zukommt. Sollte sich dies bestätigen, so würden zweierlei Modalitäten der Nervenleitung anzunehmen sein: einerseits eine direkte, durch kontinuirliche Fibrillen und Zellenzusammenhang vermittelte, und anderseits eine durch mannigfache Kontakte, sogenannte Neuronengebiete, unterbrochene. Wir werden später sehen, daß die Verhältnisse der Fortpflanzungen der Reizung auf den verschiedenen Wegen, die sie einschlagen kann, in ihren eigentümlichen Unterschieden der Zeit und der Ausbreitung über Nachbargebiete, mit dieser doppelten Verbindungsweise sehr wohl vereinbar sein würde. (Vgl. unten Kap. III, 4 und Kap. V, 9.)

An sich unabhängig von der Neuronentheorie ist die Frage nach der funktionellen Bedeutung der Nervenzellen. Beide stehen aber insofern in einem gewissen Zusammenhange, als die Diskussionen über die Neuronentheorie hauptsächlich die Aufmerksamkeit auf diese Frage gelenkt haben. Schon auf Grund des Strukturbildes der Zentralorgane, vor allem der Lagerung der die Zellen tragenden grauen Substanz in Gehirn und Rückenmark, hielt man die Nerven- oder Ganglienzellen beinahe vom Augenblicke ihrer Entdeckung an ohne weiteres für die zentralen

[1] APÁTHY, Archiv für mikr. Anat. Bd. 43, 1894, S. 886 ff. BETHE, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, 1903, S. 99 ff.
[2] PFLÜGER, in seinem Archiv, Bd. 112, 1906, S. 1 ff.

Elemente, neben denen den Nervenfasern die bloße Funktion der Leitung zukomme. In dem oft gebrauchten Vergleiche der Zellen mit galvanischen Batterien und der Nervenfasern oder Primitivfibrillen mit den Leitungsdrähten fand diese Auffassung ihren Ausdruck. Erst die größere Beachtung der interzellulären Punktsubstanz, aus der auch die Neuronentheorie hervorging, hat so als eine zweite mögliche Funktion der Zelle die trophische in den Vordergrund gerückt. Insbesondere war man nach dem Vorgange von GOLGI geneigt, die feineren Ausläufer der Zelle mit einer solchen nutritiven Funktion zu betrauen. Auf die Neuronentheorie gewann dies insofern Einfluß, als nun auch diese in der Regel mit der früheren Vorstellung der zentralen Funktion die andere des trophischen Elementes vereinigte. Auf die letztere Bedeutung hatte überdies schon lange zuvor die allseitig bestätigte Entdeckung A. WALLERs hingewiesen, daß nach der Nervendurchschneidung das periphere Ende des Nerven viel schneller atrophiert als der mit der Gangliensubstanz in Verbindung gebliebene zentrale Stumpf[1]. Als sich nun aber gegen die Neuronentheorie ebensowohl morphologische wie physiologische Bedenken erhoben, begann sich dieser Zweifel auch gegen die sie beherrschende, wenn auch ursprünglich von ihr unabhängige Ansicht von der zentralen Bedeutung der Nervenzellen zu richten. Dabei machten sich dann noch andere Einflüsse geltend, die uns unten bei der Erörterung der Funktionen der Zentralteile näher beschäftigen werden. In erster Linie stand hier der Kampf gegen die Hypothese einer strengen Lokalisation dieser Funktionen, die sich mit der Annahme, die Nervenzellen seien die spezifischen Träger derselben oder sogar ihrer Erzeugnisse, z. B. der im Gedächtnis abgelagerten Vorstellungen, eng verschwistert hatte[2]. Je mehr man solchen alles Maß übersteigenden Lokalisationshypothesen gegenüber die einheitliche Natur und den durchgängigen Zusammenhang der zentralen Vorgänge betonte, um so mehr mußte naturgemäß auch der Glaube an die zentrale Bedeutung der Elemente, auf die jene Hypothesen ihren Bau gegründet hatten, schließlich zweifelhaft werden, und dagegen die Annahme an Halt gewinnen, daß die Gebilde, in denen der durchgängige Zusammenhang der nervösen Funktionen vornehmlich zum Ausdruck kommt, die Nervenfibrillen schließlich auch die Hauptträger der zentralen Funktionen selbst seien. Von zwei Richtungen aus hat dann diese Anschauung in neuerer Zeit hauptsächlich ihren Halt gewonnen. Auf der einen Seite lehrt die Morphologie der Nervenzelle Eigenschaften und Veränderungen derselben in pathologischen Zuständen kennen, die ähnlich intensive Stoff-

---

[1] A. WALLER, MÜLLERS Archiv, 1852, S. 392 ff.
[2] Vgl. unten Kap. VI.

wechselvorgänge zu verraten scheinen, wie man sie in Spuren sonst nur noch etwa an den Generationszellen beobachtet. Auf der anderen Seite zeigte A. BETHE, als er den Versuch machte, jene Frage direkt durch das physiologische Experiment zn beantworten, daß man bei Wirbellosen das zentrale Innervationsgebiet eines Körperteiles völlig seiner Ganglienzellen berauben kann, ohne daß die Reflexerregbarkeit desselben schwindet[1]. Nun ist es selbstverständlich die Physiologie, der bei dieser funktionellen Frage das entscheidende Wort zusteht. Außer, wie in diesem Falle auf das Experiment an niederen Tieren, kann sie aber auch auf die allgemeinen Eigenschaften der Nervensubstanz ihre Schlüsse zu gründen suchen. Im letzteren Sinne werden wir daher im folgenden Kapitel auf die Frage nach dem Verhältnisse der zentralen zu den peripheren Elementen des Nervensystems zurückkommen. Und dort werden wir in der Tat sehen, daß ein spezifischer Unterschied zwischen den Lebenseigenschaften der Nerven und der Nervenzellen nach den Erscheinungen der Nervenerregung offenbar nicht besteht, weder in nutritiver noch in funktioneller Hinsicht, daß aber doch wahrscheinlich die Nervenzellen es sind, in denen nicht bloß die Restitution der zu den Leistungen des Nervensystems erforderlichen chemischen Energiewerte hauptsächlich stattfindet, sondern daß in ihnen auch ebensowohl unter bestimmten Bedingungen eine Auslösung latenter Energie, wie unter anderen eine Umwandlung aktueller in latente Energie stattfinden kann. Ein solcher nicht allein trophischer, sondern auch funktioneller, wenngleich zum Teil nur gradweiser Unterschied schließt aber natürlich nicht aus, daß einfache Übertragungen der Reizung von einem Leitungsgebiete auf ein anderes auch ohne Vermittelung von Ganglienmassen stattfindet. Dabei behält dieser Nachweis vornehmlich deshalb seinen großen Wert, weil er eben augenfällig zeigt, wie sehr auch an den sogenannten zentralen Funktionen alle Elemente des Nervensystems teilnehmen, und wie falsch daher jener alte, besser für immer zu verbannende Vergleich ist, der die Nerven mit elektrischen Leitungsdrähten in Parallele bringt.

Die morphologischen Unterschiede zwischen den Ausläufern der Nervenzellen, von denen die Entwicklung der Neuronentheorie ausgegangen ist, sind, nachdem DEITERS die erste hierhergehörige Entdeckung an den großen

---

[1] A. BETHE, Das Nervensystem von Carcinus Maenas, Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 50, 1897. S. 629. Als ich im Sommer 1856 bei JOHANNES MÜLLER in dessen zootomischem Praktikum arbeitete, versuchte ich auf MÜLLERS Veranlassung bei einer Teichmuschel (Anodonta) alle Ganglien des Schlundringes zu exstirpieren. Der Versuch gelang vollkommen, aber die Muschel hörte nicht auf, bei Berührung den bekannten kräftigen Schließreflex ihrer Schalen auszuführen. MÜLLER meinte damals: »dann müssen wohl außer den Ganglien noch andere Reflexeinrichtungen existieren.« Zu jener Zeit wagte aber freilich noch niemand der herrschenden Anschauung gegenüber einem solchen Versuch einen entscheidenden Wert beizumessen.

Zellen in den Vorderhörnern des Rückenmarks gemacht, GERLACH auf die fibrilläre Struktur der Zwischensubstanz zwischen den Zellen und HIS auf den entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang der Nervenfasern mit den Nervenzellen hingewiesen hatten, weiterhin namentlich von GOLGI, KÖLLIKER, NANSEN, W. HIS, G. RETZIUS, RAMON Y CAJAL und vielen Andern erforscht worden[1]. Während jedoch GOLGI und NANSEN in den Dendriten nur nutritive Elemente vermuteten und außerdem GOLGI die Fasern der Punktsubstanz für ein System netzförmiger anastomosierender Verzweigungen hielt, erklärten sich die übrigen Beobachter für die nervöse Natur jener Fortsätze und konnten das Vorkommen von Anastomosen in der Punktsubstanz nicht bestätigen. In funktioneller Beziehung stellte GOLGI die Hypothese auf, daß die Achsenfortsätze ausschließlich in motorische Nervenfasern übergingen, aus der Punktsubstanz aber sensible Nerven ihren Ursprung nähmen. Hiernach würde, da er die Dendriten für nicht nervöser Natur hielt, ein Zusammenhang sensibler und motorischer Fasern nicht in irgendwelchen Nervenzellen, sondern nur in dem Fibrillensystem der Punktsubstanz, und zwar wahrscheinlich durch bloßen Kontakt der Fasern, stattfinden. Statuiert man dagegen, wie es jetzt fast allgemein geschieht, die nervöse Natur der Dendriten, so würde, wie namentlich RAMON Y CAJAL ausgeführt hat, anzunehmen sein, daß zwar alle zentripetal leitenden Nervenfasern zunächst in der Punktsubstanz sich in Fibrillen auflösen, dann aber wieder mittels der Protoplasmafortsätze in Nervenzellen einmünden. Zugleich sind jedoch in diesem Fall die Ausdrücke zentripetal und zentrifugal nicht mehr identisch mit sensitiv und motorisch, sondern sie beziehen sich jeweils nur auf die Zellen, mit denen die Fasern in Verbindung stehen. Zentripetal in diesem Sinne sind Leitungswege, die bestimmten Nervenzellen Erregungen zuführen, zentrifugal solche, die Erregungen von ihnen wegführen. Demgemäß werden zwar die peripheren sensiblen Nerven im allgemeinen einem zentripetalen, die motorischen einem zentrifugalen System angehören. Innerhalb der zentralen, zwischen verschiedenen Gangliensystemen sich erstreckenden Leitungswege werden aber ebensowohl Fasern, die in bezug auf ihren nächsten Zellenursprung zentrifugal sind, möglicherweise einen sensorischen, wie andere, die in derselben Beziehung zentripetal sind, einen motorischen Charakter besitzen können. Auf die aus diesem Verhalten der Zellenfortsätze sich ergebende relative Selbständigkeit der einzelnen Nervenzellengebiete hat eben vornehmlich WALDEYER den Begriff des Neurons gegründet. Der Neuronentheorie haben sich dann sehr viele neuere Forscher angeschlossen. Doch hat es namentlich auf Grund der vielfach konstatierten Kontinuität des Fibrillenverlaufs zwischen den Nervenzellen, sowie zwischen ihnen und den peripheren Organen auch an Widerspruch nicht gefehlt[2], und selbst die Hypothese eines kontinuierlichen Verlaufs der Fibrillen durch das gesamte Nervensystem mit Einschluß der Nervenzellen, die der Entdecker der

[1] Vgl. die Literaturübersichten bei v. LENHOSSEK a. a. O. S. 36 ff., KÖLLIKER, Gewebelehre[9]. II, S. 5 ff.

[2] NISSL, Die Neuronlehre und ihre Anhänger. 1903. HELD, Archiv für Anatomie, 1897, S. 204. Suppl. S. 273. BETHE, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. 1903. Diese Autoren betrachten im allgemeinen den Begriff des Neurons als einen zutreffenden Ausdruck für die früheren Stadien der Entwicklung des Nervensystems, wogegen nach ihnen später die Ausläufer der einzelnen Zellen ineinander wachsen, so daß die ursprüngliche Selbständigkeit der Zellenterritorien nicht mehr bestehen bleibe.

fibrillären Struktur der letzteren, MAX SCHULTZE[1], schon ausgesprochen, sind auf Grund der Weiterverfolgung der nämlichen Strukturbilder in neuerer Zeit wiedergekehrt[2].

Neben dem Strukturschema RAMON Y CAJALS und der auf dasselbe gegründeten Neuronentheorie hat sodann namentlich die feinere Struktur der Nervenzelle selbst die neuere Nervenanatomie beschäftigt. Zwei bemerkenswerte Befunde stehen hier im Vordergrund des Interesses: die von NISSL entdeckten Körneranhäufungen, die Chromatophoren (Fig. 10 u. 11)[3], und die Fibrillenstruktur der Nervenzellen[4]. Allerdings ist noch strittig, ob man in diesen Gebilden nicht zum Teil Niederschläge zu sehen habe, die erst durch die mikrochemische Behandlung oder durch postmortale Gerinnung entstünden[5]. Immerhin fällt zugunsten der Präexistenz ins Gewicht, daß sie auch an frischen, nicht durch färbende Reagentien veränderten Präparaten beobachtet wurden (Fig. 10)[6]; und jedenfalls sind die Veränderungen sehr bemerkenswert, die die Chromatophoren und ihre Umgebung infolge der Funktion erfahren. Nach ermüdenden Muskelleistungen findet man nämlich diese Gebilde vergrößert, die Konturen undeutlicher geworden, und einen Teil der färbenden Substanz in das Protoplasma übergegangen. Ebenso hat man an den



Fig. 22. Degenerierte Nervenzellen. *A* Zelle im Zustand entzündlicher Schwellung. *B* atrophisch geschrumpfte Zelle. Nach FRIEDMANN.

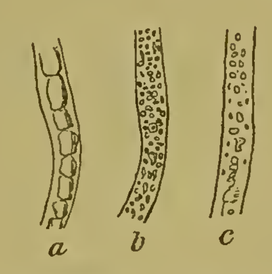


Fig. 23. Sekundäre Degeneration der Nervenfaser nach ihrer Trennung vom Zentrum. *a*, *b*, *c* verschiedene Stadien des Prozesses.

Chromatophoren merkwürdige Veränderungen infolge der Einwirkung von Giften, z. B. von Arsenik, oder nach andern trophischen Störungen beobachtet, indem dabei die Schollen an Zahl und Größe abnehmen, oft nur noch an einzelnen

[1] MAX SCHULTZE in STRICKERS Gewebelehre, 1871, S. 108 ff.

[2] APÁTHY, Biol. Zentralblatt. 1889 und 1898 (Bd. 9 u. 18). Mitteilungen aus der Zool. Station zu Neapel. XII, 1897. Auch PFLÜGER (a. a. O. S. 69) scheint der gleichen Anschauung nicht ferne zu stehen.

[3] NISSL, Allg. Zeitschr. für Psychiatrie, Bd. 48, 1892, Bd. 50, 1894.

[4] FLEMMING, Arch. für mikrosk. Anatomie, Bd. 46, 1895, S. 373. LENHOSSEK, ebend. S. 345. MÖNCKEBERG und BETHE, ebenda. 1899. Bd. 54, S. 135. ROHDE, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, S. 497 ff., Bd 73, 1903, 76, 1904, S. 53 ff. Über Ganglienzellen: ebend. Bd. 75, 1903. S. 147 ff., Bd. 78, 1904, S. 4 ff.

[5] HELD a. a. O. Auch eine wabenförmige Struktur kann, wie BÜTSCHLI (Untersuchungen über mikroskopische Schäume und Protoplasma, 1892) gefunden, ähnliche Bilder erzeugen, die aber HELD ebenfalls für Gerinnungsprodukte ansieht.

[6] JUL. ARNOLD, Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 52, 1898, S. 542.

Stellen zu bemerken sind, während der Kern mehr und mehr nach der Peripherie der Zelle rückt und zuletzt ganz verschwindet. Diese Veränderungen stimmen vollkommen mit denjenigen überein, die im menschlichen Gehirn bei entzündlichen Zuständen der grauen Substanz beobachtet und als »homogene Schwellung der Zellen« bezeichnet werden (Fig. 22 *A*). Sie legen die Vermutung nahe, daß speziell die Schollen zu der Ernährung der Zellen in nächster Beziehung stehen: vielleicht sind sie als Anhäufungen von Reservestoffen zu deuten, die bei der Funktion verbraucht werden. Dann würde auf sie wahrscheinlich auch der trophische Einfluß zurückzuführen sein, den die Nervenzelle auf die aus ihr entspringenden Nervenfasern ausübt[1]. Dieser Einfluß spricht sich darin aus, daß, wie zuerst A. Waller beobachtet hat, die Fasern eines durchschnittenen Nerven in dem mit dem Zentralorgan verbunden gebliebenen Stumpf lange Zeit unverändert bleiben, wogegen sie in dem peripheren, von dem Zentrum getrennten Teil des Nerven degenerieren, indem der Markinhalt der Faser zuerst in Schollen sich trennt (Fig. 23 *a*), die dann samt den Achsenfasern in Körnchen zerfallen (*b*), welche letztere mehr und mehr resorbiert werden (*c*), um schließlich ganz zu verschwinden, so daß nur die bindegewebigen Hüllen des Nerven zurückbleiben[2]. Übrigens ist es wahrscheinlich, daß der Eintritt dieser Degeneration außerdem durch die infolge der Trennung eintretende Aufhebung der Funktion befördert wird. Hierfür spricht nämlich einerseits die Tatsache, daß nach sehr langer Zeit auch der zentrale Stumpf eines durchschnittenen Nerven atrophisch wird, und anderseits die Beobachtung, daß Nervenzellen, die infolge von Nervendurchschneidungen oder Zerstörungen der zu ihnen gehörigen peripheren Gebiete außer Funktion gesetzt sind, allmählich schrumpfen (Fig. 22 *B*). Solche Schrumpfungen der zentralen Zellen treten namentlich bei jugendlichen Tieren nach der Zerstörung der Gebiete ihrer Nervenausbreitungen verhältnismäßig schnell ein. Sie sind aber auch beim Menschen als sekundäre Atrophien der Zentren beobachtet worden[3].

Gegenüber den Erscheinungen, die als Nachwirkungen gesteigerter oder aufgehobener Funktion an den Nervenzellen und Nervenfasern vorkommen, sind nun die Veränderungen, die an den dendritenartigen Fortsätzen der Nervenzellen nach Einwirkung von Reizen wahrgenommen und von manchen Beobachtern als unmittelbare Lebenserscheinungen gedeutet wurden, von wesentlich zweifelhafterer Natur. Sind schon diese zuerst von Rabl-Rückhard beschriebenen amöboiden Bewegungen der Dendriten möglicherweise als Imbibitions- und Gerinnungsphänomene zu deuten, so sind vollends die von einigen Autoren hierauf gegründeten psychophysischen Theorien über Wachen und Schlaf, Dissoziation des Bewußtseins u. dgl. offenbar psychologische Phantasiegebilde auf Grund eines äußerst spärlichen und mehr als zweifelhaften physiologischen Beobachtungsmaterials[4].

---

[1] Nissl, Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie, Bd. 48, 1892. Marinesco, Archiv f. Physiol. 1899, S. 89. v. Wendt, Skandin. Arch. f. Physiol. Bd. 11, 1901, S. 372. M. Friedmann, Neurolog. Centralblatt, 1891, S. 1. J. Cameron, Brain, vol. 95, 1906, p. 332 ff.

[2] A. Waller, a. a. O. Mönckeberg und Bethe, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54, 1899, S. 135. Bethe, Allg. Anatomie und Physiol. des Nervensystems, S. 153 ff.

[3] Gudden, Archiv für Psychiatrie, II, S. 693.

[4] Duval, Hypothèse sur la physiol. des centres nerveux. Compt. rend. de la société de biologie, 1895. Soukhanoff, La théorie des neurones etc. Arch. de neurologie, 1897. Querton, Le sommeil hibernal et les modifications des neurones. Institut Solvay Bruxelles, 1898.

2. Chemische Bestandteile.

Die chemischen Baustoffe, aus denen sich die Formelemente des Nervensystems zusammensetzen, sind bis jetzt nur mangelhaft erkannt. Der größte Teil der Umhüllungs- und Stützgewebe, das Neurilemma, die Primitivscheide und teilweise die Neuroglia der Nervenzentren, gehört in die Klasse der leimgebenden und der elastischen Stoffe. Nur die das Mark umgebende Hornscheide soll aus einer dem Hornstoff der Epithelialgewebe verwandten Substanz bestehen, die man Neurokeratin genannt hat[1]. Die eigentliche Nervenmasse ist ein Gemenge von Körpern, von denen mehrere in ihren Löslichkeitsverhältnissen den Fetten ähnlich sind, während sie in ihrer chemischen Konstitution mannigfach abweichen. Außer in der Nervensubstanz sind sie in den Blut- und Lymphkörpern, im Eidotter, Sperma und in geringerer Menge noch in manchen Geweben gefunden worden. Der wichtigste dieser Stoffe ist das Protagon, ein sehr zusammengesetzter kristallinischer Körper, dem man die empirische Formel $C_{320}H_{616}N_{10}P_2SO_{68}$ mit dem Molekulargewicht 5778 gegeben hat, eine Formel, die natürlich nur eine annähernde Vorstellung von der ungeheuren Zusammensetzung des chemischen Moleküls dieser Verbindung geben kann[2]. Als Spaltungsprodukte gewinnt man aus dem Protagon das Lecithin und das Cerebrin, die wahrscheinlich auch in der Nervenmasse schon neben ihm vorkommen und mit ihm die sogenannten »Myelinsubstanzen« des Nervenmarks bilden. Das Lecithin ist jedoch kein einzelner Körper von fester Konstitution, sondern es besteht aus einer Reihe esterartiger Verbindungen, die in ihrem chemischen und physikalischen Charakter den Fetten sehr nahe stehen und die Radikale von Fettsäuren, der Phosphorsäure und des in den meisten tierischen Fetten enthaltenen Glyzerins miteinander und mit einer starken Aminbase, dem Cholin, gepaart enthalten[3]. Das Lecithin zeichnet sich einerseits vermöge des hohen Kohlen- und Wasserstoffgehalts durch seinen be-

---

[1] W. Kühne und Chittenden, Zeitschrift f. Biologie, N. F. VIII, 1890, S. 291.

[2] Kossel und Freytag, Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 17, 1893, S. 431. Halliburton. Ergebnisse der Physiologie, IV, 1905, S. 26 ff. Dargestellt ist das Protagon zuerst von O. Liebreich, Ann. der Chemical Pharmazie, Bd. 134, 1865, S. 29 ff. Die Anschauungen der genannten Chemiker, sowie die Protagontheorie überhaupt werden lebhaft bekämpft von J. L. W. Thudichum (Die chemische Konstitution des Gehirns des Menschen und der Tiere, 1901, S. 44 ff.). Auf diese Differenzen einzugehen, kann jedoch hier um so mehr unterbleiben, da sie für die allgemeinen Beziehungen des Chemismus der Nervensubstanz zu den physiologischen Vorgängen vorläufig ohne Bedeutung sind.

[3] Die Konstitution des gewöhnlichen Lecithins ist nach Diakonow $C_{44}H_{90}NPO_9$ = Distearylglyzerinphosphorsäure + Trimethyloxäthylammoniumhydroxyd. Nach Strecker können andere Lecithine entstehen, indem an Stelle des Radikals der Stearinsäure andere Fettsäureradikale treten. (Neumeister, Lehrbuch der physiol. Chemie, 2 Aufl., 1897, S. 91 ff.)

deutenden Verbrennungswert, anderseits vermöge der komplexen Beschaffenheit durch seine leichte Zersetzbarkeit aus. Das Cerebrin wird, da es sich beim Kochen mit Säuren in eine Zuckerart und andere unbekannte Zersetzungsprodukte spaltet, zu den stickstoffhaltigen Glykosiden gerechnet. Es ist, wie das Lecithin, wahrscheinlich kein einzelner Körper, sondern ein Gemenge aus mehreren Substanzen, die man als Cerebrin, Homocerebrin und Encephalin unterschieden hat[1]. Unter den Zersetzungsprodukten des Nervengewebes findet sich neben dem Cholin noch eine zweite Aminbase, das Neurin, das auch bei der Fäulnis eiweißhaltiger Stoffe entsteht. Beide wirken in größerer Menge giftig und charakterisieren sich auch darin als Zerfallsprodukte, daß sie bei Gehirnerkrankungen mit starkem Zerfall der Gewebe (Dementia paralytica) in größerer Menge anzutreffen sind. Endlich geht Cholesterin, ein fast in allen Geweben und Flüssigkeiten vorkommender fester Alkohol von hohem Kohlenstoffgehalt, in ziemlich reichlicher Menge auch in die Zusammensetzung des Nervengewebes ein. Neben diesen Substanzen, die sich sämtlich durch ihren hohen Verbrennungswert auszeichnen, enthält das Nervengewebe Stoffe, die man in die Klasse der Eiweißkörper rechnet, deren Konstitution und chemisches Verhalten aber noch wenig erforscht sind. Als ein charakteristischer Unterschied zwischen der grauen Substanz der Nervenzentren und der weißen Markmasse ist endlich hervorzuheben, daß jene schwach sauer, diese alkalisch oder neutral reagiert. Die saure Reaktion scheint, wie die der Muskeln, von freier Milchsäure herzurühren[2]. Auch will man eine Zunahme der freien Säure infolge der Tätigkeit, analog wie beim Muskel, beobachtet haben[3]. Bei der Degeneration durchschnittener Nerven schwindet die saure Reaktion gleichzeitig mit der Erregbarkeit[4]. Abgesehen von diesen Unterschieden der Reaktion ist über die Verteilung der einzelnen Stoffbestandteile in den Elementarteilen des Nervengewebes wenig bekannt. Sichergestellt ist nur, daß in den peripheren Nervenfasern der Achsenfaden die allgemeinen Kennzeichen der Eiweißstoffe, die Markscheide diejenigen der »Myelinsubstanzen« darbietet. Ebenso besteht in den Ganglienzellen der Kern nach seinem mikrochemischen Verhalten wahrscheinlich aus einer komplexen eiweißähnlichen Substanz, während in dem Protoplasma eiweißähnliche Stoffe mit Protagon und seinen Begleitern gemengt sind. Die-

---

[1] W. Müller (Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 105, 1858. S. 361) hat für das Cerebrin die empirische Formel $C_{37}H_{33}NO_3$ berechnet. Über die Cerebrinreihe vgl. Parcus, Journ. f. prakt. Chemie, 1881. S. 310, und Neumeister, Physiol. Chemie[2], S. 472.

[2] Gscheidlen, Pflügers Archiv für Physiologie, VIII, 1874, S. 71.

[3] Moleschott und Battestini, Arch. de biologie ital. VIII, 1887, p. 90.

[4] Bethe, Allg. Anat. u. Physiol. des Nervensystems, S. 161. Halliburton, Ergebnisse der Physiol., IV, S. 62 ff.

selben Bestandteile scheinen dann auch teilweise in das Interzellulargewebe einzudringen.

Diese Tatsachen machen es wahrscheinlich, daß die Nervensubstanz der Sitz einer chemischen Synthese ist, infolge deren aus den durch das Blut zugeführten komplexen Nahrungsstoffen jene noch komplexeren Körper hervorgehen, die durch ihren hohen Verbrennungswert eine bedeutende Summe disponibler Arbeit darstellen. Zunächst zeugt für diese Richtung des Nervenchemismus das Auftreten des Protagons und der Lecithine in so großen Mengen, daß eine Entstehung derselben an Ort und Stelle offenbar wahrscheinlicher ist, als eine Ablagerung aus dem Blute. Als Muttersubstanzen des Protagons und der es begleitenden Körper sind hierbei wohl die eiweißähnlichen Stoffe der Ganglienzelle und des Achsenzylinders anzusehen. Daß in den Elementarteilen einfachere Eiweißstoffe in zusammengesetztere übergeführt werden können, ist in der Tat nicht zu bezweifeln. Abgesehen von den bereits sicher beobachteten Synthesen innerhalb des Tierkörpers[1] spricht hierfür insbesondere auch die Tatsache, daß sich phosphorhaltige Substanzen, die sonst den Albuminaten in ihrer Zusammensetzung und in ihrem chemischen Verhalten ähnlich sind, innerhalb der tierischen Zelle bilden. Ein Körper dieser Art ist außer dem Protagon insbesondere auch der Hauptbestandteil der Zellkerne, das Nukleïn[2]. Als das wesentliche physiologische Ergebnis der bisherigen Bemühungen, in die chemische Konstitution der Bestandteile des Nervensystems einzudringen, wird daher vorläufig dieses festzuhalten sein, daß der Chemismus der Nervensubstanz in ganz besonderem Maße auf die Bildung von Verbindungen gerichtet ist, in denen sich ein hoher Verbrennungs- oder Arbeitswert anhäuft. Wahrscheinlich sind es aber die in allen Flüssigkeiten und Geweben des Tierkörpers und so auch in den Elementen des Nervensystems wirksamen Fermente oder Enzyme, die hier zunächst Spaltungen und dann in deren Folge synthetische Prozesse anregen. Indem hierbei die Spaltungsprodukte auf den Wegen des Säftekreislaufs wieder entfernt werden, erklärt sich die große Ansammlung latenter chemischer Energie in den Elementen des Nervensystems[3]. Während nämlich bei den außer-

[1] E. Baumann, Die synthetischen Prozesse im Tierkörper. Habilitationsrede. 1878. F. Hofmeister, Die chemische Organisation der Zelle, Naturw. Rundschau, 1901, S. 581 ff. Über den Bau des Eiweißmoleküls, ebend. 1902, S. 529 ff. Über Bau und Gruppierung der Eiweißkörper, Ergebnisse der Physiologie, I, 1902, S. 764 ff. E. Fischer, Chemie der Proteïne, Sitzungsberichte der Berliner Akademie, 24. Jan. 1907, S. 35 ff.

[2] Miescher in Hoppe-Seylers Physiologisch-chemischen Untersuchungen, 4. S. 452. Lubavin, ebend. S. 463.

[3] Das einfachste Vorbild einer diesen organischen Fermentwirkungen analogen umkehrbaren Katalyse einfachster Art bietet bekanntlich das fein verteilte Platin, das einerseits das Wasserstoffsuperoxyd zersetzt, anderseits aber auf seiner Oberfläche kondensierten Sauerstoff mit darüber geleitetem Wasserstoff zu Wasser verbindet. Die organischen

halb der lebenden Zelle durch Fermente eingeleiteten Spaltungen der umgekehrte Prozeß immer nur einen Teil der Spaltungsprodukte ergreifen kann, so daß die Zersetzung stets der Neubildung überlegen bleibt, werden in dem lebenden Gewebe die Spaltungsprodukte fortwährend durch die Säftezirkulation entfernt, so daß hier, wie die allgemeinen Stoffwechselerscheinungen lehren, drei Fälle stattfinden können: Zunahme der synthetischen Produkte, Gleichgewicht zwischen ihnen und den ausgeschiedenen Spaltungsprodukten, endlich Übergewicht der letzteren. Den ersten Fall bezeichnet man auch als Aufbau oder überwiegende »Assimilation«, den dritten als Abbau oder überwiegende »Dissimilation«. Die Möglichkeit eines überwiegenden Aufbaues oder auch eines Gleichgewichts zwischen Auf- und Abbau wird aber wahrscheinlich durch die verschiedenen physikalischen Eigenschaften mitbedingt, die den Körpern der Eiweißreihe, zu deren komplexen Repräsentanten auch die Grundbestandteile des Nervengewebes gehören, zukommen. Während nämlich die albuminoiden Spaltungsprodukte immer mehr an Diffundierbarkeit zunehmen, so daß sie leicht in die Ausscheidungen übergehen, gewinnen die synthetischen Produkte im allgemeinen um so mehr, je komplexer sie sind, eine kolloidale Beschaffenheit, die ihre Anhäufung begünstigt und sie zu geeigneten Reservematerialien für den zur Erzeugung aktiver Energie erforderlichen Stoffverbrauch macht. Die die Leistungen aller andern Organe übertreffenden Energiewerte, die das Nervensystem der Tiere hervorbringt, lassen aber von vornherein annehmen, daß diese für alle lebenden Substanzen gültigen Gesichtspunkte in besonders hohem Maße für die Nervensubstanz zutreffen, und die morphologische wie die chemische Analyse unterstützt diese Voraussetzung. Dabei weisen aber die Unterschiede in den Eigenschaften der grauen und der weißen Substanz darauf hin, daß wir in den zentralen Elementen die Hauptstätten der die Leistungen des Nervensystems vermittelnden chemischen Vorgänge zu sehen haben. Darin sind zugleich die Gesichtspunkte gegeben, welche die chemische Untersuchung der physiologischen Mechanik der Nervensubstanz entgegenbringt.

Enzyme hielt man bis vor kurzer Zeit ausschließlich für Spaltungsfermente. Seitdem ist für mehrere derselben nachgewiesen, daß auch bei ihnen die Spaltungsprozesse umkehrbar sind. So zersetzt sich unter der Einwirkung der Hefemaltose das Amygdalin in Mandelnitrilglukosid und Glukose, worauf sich dann durch das gleiche Ferment das Amygdalin aus beiden Komponenten wieder zusammensetzen kann. (O. Emmerling, Bericht der chem. Ges. Bd. 34, 1901.) Bei der innerhalb der lebenden Gewebe stattfindenden Wirksamkeit der Enzyme spielt nun wahrscheinlich die Verbindung mehrerer solcher Prozesse durch nebeneinander hergehende Katalysen eine wichtige Rolle, indem jene synthetischen Prozesse höherer Ordnung entstehen, durch die sich so komplexe Produkte wie die der Nervensubstanz mit dem in ihnen angehäuften ungeheuren Vorrat latenter Energie bilden können.

Drittes Kapitel.

Physiologische Mechanik der Nervensubstanz.

1. Allgemeine Aufgaben und Grundsätze einer Mechanik der Innervation.

a. Methoden der Innervationsmechanik.

Die in den oben (Kap. II) geschilderten Elementen des Nervensystems, den Nervenfasern und Nervenzellen, wirksamen Vorgänge hat man auf zwei Wegen zu erkennen gesucht. Den einen dieser Wege können wir als den der inneren, den andern als den der äußeren Molekularmechanik der Nervensubstanz bezeichnen. Der erstere geht von der Untersuchung der physikalischen und chemischen Eigenschaften der Nervenelemente aus und sucht die Veränderungen zu ermitteln, die diese Eigenschaften infolge der physiologischen Funktion erfahren, um auf solche Weise den inneren Kräften auf die Spur zu kommen, die bei den Vorgängen in den Nerven und Nervenzentren wirksam sind. So verlockend es nun auch scheinen mag, diesen Weg zu verfolgen, der das eigentliche Wesen der Nervenfunktionen unmittelbar zu enthüllen verspricht, so ist er doch gegenwärtig noch allzu weit von seinem Ziele entfernt, als daß wir es wagen könnten, uns ihm anzuvertrauen. Die Untersuchung der funktionellen Veränderungen der zentralen Elemente ist, abgesehen von den oben (S. 85) berichteten spärlichen Befunden, welche die morphologische Untersuchung bietet, noch kaum in Angriff genommen. Aber auch unser Wissen über die inneren Vorgänge in den peripheren Nerven beschränkt sich im wesentlichen darauf, daß die Funktion derselben von elektrischen und chemischen Veränderungen begleitet wird, deren Bedeutung noch dunkel ist. So steht uns denn nur der zweite Weg offen, derjenige der äußeren Molekularmechanik. Sie läßt die Frage nach der speziellen Natur der Nervenkräfte völlig beiseite, indem sie lediglich von dem Satze ausgeht, daß die Vorgänge in den Elementarteilen des Nervensystems Bewegungsvorgänge irgend welcher Art sind, deren Zusammenhang unter sich und mit den äußeren Naturkräften durch die für alle Bewegung gültigen Prinzipien der Mechanik bestimmt wird. Sie stellt sich also auf einen ähnlichen Standpunkt wie etwa die allgemeine Theorie der Wärme in der heutigen Physik, wo man sich ebenfalls mit dem Satze begnügen kann, daß die Wärme eine Art der Bewegung sei, hieraus aber mit Hilfe der mechanischen Prinzipien alle Erscheinungen in befriedigender Vollständigkeit ableitet. Damit der Molekularmechanik des Nervensystems das

ähnliche gelinge, muß sie die Erscheinungen, welche die Basis ihrer Betrachtungen bilden, zunächst auf ihre einfachste Form bringen, indem sie die physiologische Funktion der nervösen Elemente erstens unter den einfachsten Bedingungen, die möglich sind, untersucht, und zweitens unter solchen, die im Experiment willkürlich beherrscht werden können. Nun bezeichnet die Physiologie jede äußere Einwirkung auf nervöse Elemente, die deren Funktionen irgendwie anregt oder abändert, als einen Reiz. Bei diesem Begriff muß man zunächst ganz von den eigentümlichen Vorstellungen absehen, welche die Irritabilitätslehre HALLERS und andere Richtungen der alten vitalistischen Physiologie mit ihm verbanden. Tut man dies, so bewährt aber dieser Begriff heute noch seine Brauchbarkeit in der Physiologie des Nervensystems und seiner Hilfsorgane sowie von da aus in der Psychologie, insofern die verschiedensten äußeren Einwirkungen, die man unter ihm zusammenfaßt, in erster Linie von der eigentümlichen Beschaffenheit der lebenden Substanz selbst abhängen und darum übereinstimmende Wirkungen hervorbringen können. (Vgl. oben S. 29.) Im Hinblick auf die verschiedenen Ausgangspunkte der Reizeinwirkung pflegt man dann innere und äußere Reize einander gegenüberzustellen. Unter den ersteren versteht man alle diejenigen reizenden Einflüsse, die in den die Nervenelemente umgebenden Geweben und Organen ihren Sitz haben: als solche kommen namentlich rasch sich vollziehende Veränderungen in der Beschaffenheit des Blutes und der Gewebsflüssigkeiten in Betracht. Äußere Reize nennen wir dagegen alle die physikalischen und chemischen Einwirkungen, die von der den Organismus umgebenden Außenwelt ausgehen. Gegenüber der Nervensubstanz selbst sind demnach alle Reize äußere Einwirkungen: ob z. B. ein chemischer Reiz primär in dem umspülenden Blute entsteht oder aus der Umgebung eindringt, ist für das Wesen des Vorgangs gleichgültig. Wo es sich jedoch um die Aufgabe handelt, Reize von gegebener Stärke und Dauer auf die Nervenelemente wirken zu lassen, da können in der Regel die inneren Reize, da sie sich unserer experimentellen Beherrschung fast ganz entziehen, nicht zur Anwendung kommen. Wir benutzen also äußere Reize, am häufigsten elektrische Ströme und Stromstöße, die sich ebensowohl durch die Leichtigkeit, mit der sie das Molekulargleichgewicht der Nervenelemente erschüttern, wie durch die große Genauigkeit, mit der sich ihre Einwirkungsweise bestimmen läßt, besonders empfehlen. Die Vorgänge in den Nervenfasern zergliedern wir dann, indem wir den der Untersuchung zugänglichsten peripheren Erfolg der Nervenreizung, die Muskelzuckung nach Reizung des Bewegungsnerven, zum Maß der inneren Vorgänge nehmen. Zur Erforschung der Veränderungen in den Nervenzellen benutzen wir den einfachsten einer äußeren Messung

zugänglichen Vorgang, den die Reizung eines zentralwärts verlaufenden Nervenfadens im Zentralorgane auslöst, die Reflexzuckung. In beiden Fällen ist nun aber die Muskelzuckung kein unmittelbares Maß für die in den zugehörigen Nervenfasern und ihren zentralen Ursprungsstätten ablaufenden Vorgänge oder für die Veränderungen, die in diesen Vorgängen infolge irgendwelcher Einflüsse eintreten; sondern sie ist an und für sich immer nur ein gewisses Maß für die Vorgänge in der Substanz des Muskels selbst. Demnach wird zwar im allgemeinen jede Veränderung in der Reizbarkeit der nervösen Elemente, auf die wir künstliche Reize einwirken lassen, voraussichtlich auch die Erscheinungen am Muskel verändern: bei verminderter Reizbarkeit des motorischen Nerven wird also z. B. der Muskel eine schwächere, bei gesteigerter wird er eine stärkere Zuckung ausführen. Aber es wird nicht jede Änderung in der Zuckung auch umgekehrt auf eine Änderung der Nervenerregbarkeit zurückschließen lassen. Da vielmehr die kontraktile Substanz ihre selbständige Reizbarkeit besitzt, die sie sowohl den direkt auf sie einwirkenden wie den ihr von den motorischen Nerven aus zufließenden Reizen gegenüber bewährt, so können verschiedene Reizeinwirkungen auf den Nerven oder auf die mit ihm verbundenen zentralen Gebilde in der Nervensubstanz selbst möglicherweise ganz gleiche Vorgänge auslösen und dennoch am Muskel abweichende Effekte hervorbringen, weil sich die Reizbarkeit der kontraktilen Substanz indessen verändert hat; oder es können auch umgekehrt die Vorgänge in der Nervensubstanz abweichen, während die kontraktile Substanz in übereinstimmender Weise auf dieselben reagiert. Diese Bedeutung der Muskelzuckung als eines nur indirekten Maßes für die Vorgänge der Nervenerregung wird daher stets zu beachten sein; und man wird aus den Veränderungen der Zuckungssymptome immer nur insoweit auf die nervösen Vorgänge zurückschließen dürfen, als die sonstigen Bedingungen der Beobachtung die zureichende Konstanz in den Eigenschaften des Muskels beweisen oder in hohem Grade wahrscheinlich machen. Im übrigen werden die Eigenschaften der kontraktilen Substanz selbst und die mit ihnen zusammenhängenden Erscheinungen des Verlaufs der Muskelkontraktion hier außer Betracht bleiben können, da sie ausschließlich von physiologischem Interesse sind, während uns die Muskelzuckung überall nur insoweit angeht, als ihre etwaigen Veränderungen für die nervösen Prozesse, mit denen sie zusammenhängen, eine symptomatische Bedeutung besitzen[1].

---

[1] Eine gute Zusammenstellung der wesentlichsten auf die mechanischen Eigenschaften des Muskels bezüglichen Tatsachen findet man in TIGERSTEDTS Lehrbuch der Physiologie, Bd. 2, wozu noch A. WALLER, Vorlesungen über tierische Elektrizität, 1899, sowie die Arbeiten von ROLLETT (PFLÜGERS Archiv für Physiol. Bd. 64 und 71), SCHENCK (ebend.

Indem sich die physiologische Mechanik der Nervensubstanz die Aufgabe stellt, die Erscheinungen der Nervenreizung, soweit sie sich in den mit ihnen zusammenhängenden mechanischen Leistungen des Muskels verraten, auf die allgemeinen Gesetze der Mechanik zurückzuführen, kann sie an einen Satz der mechanischen Naturlehre anknüpfen, der sich vor anderen für die Interpretation des Zusammenhangs verschiedenartiger Bewegungsvorgänge nützlich erweist: an den Satz von der Transformation der Arbeit.

b. Prinzip der Transformation der Arbeit.

Die Größe einer mechanischen Arbeit wird bekanntlich durch die Länge des Weges gemessen, um die ein Gewicht von bestimmter Größe durch die Arbeit gefördert worden ist. Durch Licht, Wärme, Elektrizität, Magnetismus usw. kann Arbeit geleistet werden. Nun sind aber jene sogenannten Naturkräfte, wie wir annehmen, nur Formen molekularer Bewegung. Die verschiedenen Arten von Molekularbewegung können also Arbeit vollbringen. Die Wärme des Dampfes z. B. besteht in großenteils geradlinigen, vielfach sich störenden Bewegungen der Dampfteilchen. Sobald der Dampf Arbeit leistet, indem er etwa den Kolben einer Maschine bewegt, verschwindet ein entsprechendes Quantum jener Bewegungen. Man sagt dann: es sei eine gewisse Menge Wärme in eine äquivalente Menge mechanischer Arbeit übergegangen. Mechanisch ausgedrückt ist ein Teil der unregelmäßigen Bewegungen der Dampfteilchen verbraucht worden, um eine größere ponderable Masse in Bewegung zu setzen. Es ist also nur die eine Form der Bewegung in eine andere übergegangen, und die entstandene Arbeit, gemessen durch das Produkt des bewegten Gewichtes in die zurückgelegte Wegstrecke, ist genau gleich einer Summe kleiner Arbeitsgrößen, die durch die Produkte der Gewichte einer Anzahl Dampfteilchen in die von ihnen zurückgelegten Weglängen gemessen werden könnten, und die verschwunden sind, während die äußere Arbeit vollbracht wurde. Wenn wir bei der Reibung, Zusammendrückung der Körper mechanische Arbeit verschwinden und dafür Wärme auftreten sehen, so wird hierbei umgekehrt mechanische Arbeit in eine ihr entsprechende Menge von Molekulararbeit umgewandelt. Nicht in allen Fällen, wo Wärme latent wird, entsteht jedoch mechanische Arbeit im gewöhnlichen Sinne. Sehr häufig wird die Wärme nur dazu verwandt, um die Teilchen der erwärmten Körper selbst in neue Lagen überzuführen. Bekanntlich dehnen sich alle Körper,

Bd. 62—72), SEEMANN (ebend. Bd. 106 u. 108), KAISER (Zeitschr. für Biologie, Bd. 33—38) zu vergleichen sind.

am meisten die Gase, weniger die Flüssigkeiten und festen Körper, unter dem Einfluß der Wärme aus. Auch in diesem Fall verschwindet Molekulararbeit. Ähnlich wie die letztere bei der Dampfmaschine benutzt wird, um den Kolben zu bewegen, so wird sie hier zur Distanzänderung der Moleküle verbraucht. Die so geleistete Arbeit hat man als Disgregationsarbeit bezeichnet. Auch sie wird wieder in Molekulararbeit verwandelt, wenn die Teilchen in ihre früheren Lagen zurückkehren. Allgemein also kann Molekulararbeit entweder in mechanische Leistung oder in Disgregationsarbeit, und können hinwiederum diese beiden in Molekulararbeit übergehen. Die Summe dieser drei Formen von Arbeit aber bleibt unverändert. Dies ist das Prinzip der Erhaltung der Arbeit oder, wie es mit einem Ausdruck genannt wird, bei dem man von der mechanischen Interpretation der Naturvorgänge, an der wir hier festhalten wollen, abstrahieren kann, das Prinzip von der Erhaltung der Energie.

Ähnlich wie auf die Wärme, die verbreitetste und allgemeinste Form der Bewegung, findet dieser Satz auf andere Arten derselben seine Anwendung. Dabei wird nur das eine Glied in der Kette der drei ineinander übergehenden Bewegungen, die Beschaffenheit der Molekulararbeit, geändert. So kann z. B. durch Elektrizität ebenso wie durch Wärme Disgregationsarbeit und mechanische Arbeit hervorgebracht werden. Es gibt also verschiedene Arten von Molekulararbeit, es gibt aber im Grunde nur eine Disgregationsarbeit und nur eine Form der mechanischen Arbeit. Disgregation nennen wir stets die bleibenden Distanzänderungen der Moleküle, aus welcher Ursache diese auch eintreten mögen. Wenn wir die bloße Volumzunahme der Körper von der Änderung des Aggregatzustandes und diese wieder von der chemischen Zersetzung, der Dissoziation, unterscheiden, so handelt es sich dabei eigentlich nur um Grade der Disgregation. Ebenso besteht die mechanische Arbeit überall in einer Ortsveränderung ponderabler Massen. Die verschiedenen Formen von Molekularbewegung können aber unter Umständen auch ineinander transformiert werden. So kann z. B. ein gewisses Quantum elektrischer Arbeit gleichzeitig in Wärme, Disgregation und mechanische Arbeit übergehen.

Unter den Formen der Arbeit, die wir unterschieden, benutzt man die mechanische Arbeit, von der jener allgemeine Begriff entlehnt ist, als gemeinsames Maß für alle anderen, weil sie am exaktesten gemessen werden kann, und weil eine Vergleichung der verschiedenen Formen von Arbeit überhaupt nur durch die Reduktion der übrigen auf eine unter ihnen möglich ist. Auf jene anderen wird dann dieses Maß mit Hilfe des Satzes von der Erhaltung der Arbeit angewandt, nach

welchem ein gegebenes Quantum Molekular- oder Disgregationsarbeit der mechanischen Arbeit, in die sie übergeht, oder aus der sie entsteht, äquivalent ist. Bei der mechanischen Arbeit kann ein Gewicht bald der Schwere entgegen gehoben, bald durch seine eigene Schwere bewegt, bald unter Überwindung von Reibung gefördert werden usw. Bei der Reibung geht der zur Überwindung derselben erforderliche Teil der mechanischen Arbeit in Wärme über. Wird dagegen ein Gewicht gehoben, so nimmt man an, daß die zur Hebung aufgewandte Arbeit in ihm angehäuft werde, da es dieselbe nachher durch das Herabfallen von der nämlichen Höhe wieder an andere Körper übertragen kann. Die Disgregation verhält sich in dieser Beziehung ähnlich wie das gehobene Gewicht: zu ihrer Erzeugung wird eine gewisse Menge Molekulararbeit, meistens in der Gestalt von Wärme, verbraucht, die wieder entstehen muß, sobald die Disgregation aufgehoben wird. Nun bleibt ein gehobenes Gewicht so lange im gehobenen Zustande, als durch irgend eine andere Arbeit, z. B. durch die Wärmebewegung ausgedehnten Dampfes, seiner Schwere das Gleichgewicht gehalten wird. Ebenso bleibt die Disgregation der Moleküle eines Körpers so lange bestehen, als durch irgend eine innere Arbeit, z. B. durch Wärmeschwingungen, ihre Wiedervereinigung gehindert wird. Zwischen dem Moment, in welchem die Hebung des Gewichtes oder die Disgregation der Moleküle vor sich ging, und demjenigen, wo durch den Fall des Gewichts oder die Vereinigung der Moleküle die dort erforderliche Arbeit wieder erzeugt wird, kann also während einer kürzeren oder längeren Zeit ein stationärer Zustand bestehen, in welchem gerade so viel innere Arbeit fortwährend verrichtet wird, als zur Erhaltung des Gleichgewichts notwendig ist, so daß sich in dem vorhandenen Zustand, in der Lage der Körper und Moleküle, in der Temperatur, der elektrischen Verteilung, nichts ändert. Erst in dem Moment, wo durch eine Störung dieses Gleichgewichtszustandes das Gewicht fällt oder die Moleküle sich nähern, treten auch wieder Transformationen der Arbeit ein: die mechanische oder Disgregationsarbeit wird zunächst in Molekulararbeit, in der Regel in Wärme, umgewandelt, und diese kann teilweise abermals in mechanische Leistung oder in Disgregation der Moleküle übergehen, solange, bis durch irgendwelche Umstände ein stationärer Zustand wieder eintritt. Insofern nun in einem gehobenen Gewicht oder in disgregierten Molekülen eine gewisse Summe von Arbeit disponibel ist, läßt sich jedes gehobene Gewicht und jede Disgregation auch als vorrätige Arbeit betrachten. Der Arbeitsvorrat ist aber stets genau so groß, wie diejenige Arbeit war, welche die Hebung oder Disgregation bewirkt hat, und wie diejenige Arbeit sein wird, die beim Fallen oder bei der Aggregation wieder zum Vorschein

kommen kann. Der Satz von der Erhaltung der Arbeit läßt sich daher auch so ausdrücken: die Summe der wirklichen Arbeit und des Arbeitsvorrates bleibt unverändert. Es ist klar, daß dies nur ein besonderer Ausdruck ist für den Satz von der Erhaltung der Summe der Arbeit, weil man unter Arbeitsvorrat nur eine durch wirkliche Arbeit herbeigeführte Gewichtshebung oder Disgregation versteht, welche durch einen stationären Spannungs- oder Bewegungszustand erhalten bleibt. Wäre es uns möglich, die kleinsten oszillierenden Bewegungen der Atome ebenso wie die Bewegungen der Körper und ihre bleibenden Lageänderungen zu beobachten, so würde, wie wir annehmen können, auch für jene Atombewegungen der Satz gelten, daß die wirkliche Arbeit samt dem Arbeitsvorrat konstant sei. Wo sich aber fortwährend die Masseteilchen durchschnittlich um die nämlichen Gleichgewichtslagen bewegen, da scheint uns die Materie ruhend. Wir nennen daher diejenige Arbeit, die in einem stationären Zustande im verborgenen getan wird, innere Molekulararbeit, um davon jene Arbeit der Moleküle, die entsteht, wenn der Gleichgewichtszustand der Temperatur, der elektrischen Verteilung usw. sich ändert, als äußere Molekulararbeit zu unterscheiden.

Fortwährend wechseln nun stationäre Zustände mit Veränderungen. Die Natur bietet daher ein unaufhörliches Schauspiel des Überganges innerer in äußere, äußerer in innere Molekulararbeit. Wir wollen hier, als unseren Zwecken nächstliegend, nur auf die Beispiele hinweisen, welche die Disgregation und ihre Umkehr darbieten. Die verschiedenen Aggregatzustände beruhen, wie man annimmt, auf verschiedenen Bewegungszuständen der Moleküle. In den Gasen fliehen sich diese und bewegen sich daher solange geradlinig weiter, bis sie auf eine Wand oder auf andere Moleküle treffen, an denen sie zurückprallen. In den Flüssigkeiten oszillieren die Moleküle um bewegliche, in den festen Körpern um feste Gleichgewichtslagen. Um nun z. B. eine Flüssigkeit in Gas umzuwandeln, muß die Arbeit der Moleküle vergrößert werden. Dies geschieht, indem man ihnen Wärme zuführt. Solange nur die Molekulararbeit der Flüssigkeit wächst, nimmt bloß die Temperatur derselben zu. Gestattet man aber gleichzeitig der Flüssigkeit, sich auszudehnen, so geht außerdem ein Teil der Molekulararbeit in Disgregation über. Läßt man endlich durch steigende Wärmezufuhr die Disgregation so weit gehen, daß die Flüssigkeitsteilchen aus den Sphären ihrer gegenseitigen Anziehung geraten, so entsteht, indem die Flüssigkeit in Gas oder Dampf übergeht, plötzlich ein neuer Gleichgewichtszustand, zu dessen Herstellung eine große Menge von Molekulararbeit d. h. Wärme verbraucht wird. Entzieht man dem Dampf Wärme, vermindert man also dessen innere Arbeit, so wird umgekehrt ein Punkt erreicht, wo die mittleren Entfernungen der Moleküle

so klein werden, daß sie wieder in die Sphäre ihrer wechselseitigen Anziehung kommen; bei dem Eintritt dieses ursprünglichen Gleichgewichtszustandes muß infolge der wirksam werdenden Anziehungskräfte Molekulararbeit entstehen, d. h. Wärme frei werden, und zwar ist die im letzteren Fall entstehende Wärmemenge ebenso groß wie diejenige, die im ersten Fall verschwunden war.

Im wesentlichen ähnlich verhält es sich mit der Lösung und Schließung chemischer Verbindungen. In jedem Körper kann man neben dem physikalischen einen chemischen Gleichgewichtszustand unterscheiden. Denn jedes Molekül im physikalischen Sinne besteht aus einer Mehrheit von chemischen Molekülen oder, wie man die nicht weiter zerlegbaren chemischen Moleküle nennt, von Atomen. Wie sich nun die Moleküle je nach dem Aggregatzustand des betreffenden Körpers in verschiedenen Bewegungszuständen befinden können, so die Atome je nach der Beschaffenheit der chemischen Verbindung. Die neuere Chemie betrachtet alle Körper als Verbindungen; in chemisch einfachen Körpern sieht sie Verbindungen gleichartiger Atome. Das Wasserstoffgas ist hiernach ebenso gut eine chemische Verbindung wie die Salzsäure: in jenem sind je zwei Atome Wasserstoff miteinander (*H. H*), in dieser ist je ein Atom Wasserstoff mit einem Chlor verbunden (*H. Cl*). Aber auch hier gilt die scheinbare Ruhe der Materie nur als ein stationärer Bewegungszustand. Die chemischen Atome einer Verbindung oszillieren, wie man annimmt, um mehr oder weniger feste Gleichgewichtslagen. Auf die Art dieser Bewegung ist zugleich der physikalische Aggregatzustand von wesentlichem Einflusse. In Gasen und Flüssigkeiten nämlich nehmen in der Regel auch die chemischen Atome einen freieren Bewegungszustand an, indem hier und da solche aus ihren Verbindungen losgerissen werden, um sich dann alsbald wieder mit anderen ebenfalls frei gewordenen Atomen zu verbinden. In der gasförmigen oder flüssigen Salzsäure z. B. ist zwar die durchschnittliche Zusammensetzung aller chemischen Moleküle $= H\,Cl$, dies hindert aber nicht, daß fortwährend einzelne Atome H und Cl sich vorübergehend in freiem Zustande befinden, aus dem sie stets sogleich wieder durch chemische Anziehungen in den gebundenen Zustand zurückkehren. Auf diese Weise erklärt sich befriedigend die leichtere Zersetzbarkeit, die Gase und Flüssigkeiten der Wärme, Elektrizität oder anderen chemischen Verbindungen gegenüber darbieten. In der Aggregation der chemischen Moleküle finden sich nun analoge Unterschiede, wie sie den physikalischen Aggregatzuständen zugrunde liegen. Es gibt losere und festere chemische Verbindungen. Dort sind die Anziehungen, vermöge deren die Teilchen um gewisse Gleichgewichtslagen schwingen, schwächer, hier sind sie stärker. Diese Unterschiede der chemischen Aggregation

sind natürlich von der physikalischen ganz unabhängig, da die physikalischen Moleküle immer schon chemische Aggregate sind: es können daher sehr feste Verbindungen im gasförmigen und sehr lose im festen Aggregatzustande vorkommen. Im allgemeinen gehören die Verbindungen gleichartiger Atome, also die chemisch einfachen Körper, zu den loseren Verbindungen, indem die meisten, einige Metalle abgerechnet, ziemlich leicht getrennt werden, um sich mit ungleichartigen Atomen zu verbinden. Anderseits verhalten sich wieder ähnlich die sehr zusammengesetzten Verbindungen, die leicht in einfachere zerfallen. Hierher gehören die meisten sogenannten organischen Körper. Feste chemische Verbindungen sind sonach vorzugsweise unter den einfacheren Verbindungen ungleichartiger Atome zu finden. So z. B. sind Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, viele Metalloxyde und unorganische Säuren schwer zerlegbar. Wie nun die verschiedenen Aggregatzustände ineinander umgewandelt werden können, so können losere Verbindungen in festere übergehen und umgekehrt. Es gibt keine noch so feste Verbindung, welche nicht, wie St. Claire Deville nachgewiesen hat, durch Zufuhr bedeutender Wärmemengen Dissoziation erfahren könnte. Wie bei der Umwandlung einer Flüssigkeit in Gas, so verschwindet auch hier eine gewisse Menge innerer Arbeit der Wärme, um in Dissoziationsarbeit überzugehen. Ist die Dissoziation geschehen, so befinden sich die Atome in einem neuen Gleichgewichtszustande. Bei der Dissoziation von Wasser sind aus der festeren Verbindung H_2O die loseren Verbindungen $H.H$ und $O.O$ entstanden, in denen sich die Schwingungszustände der Atome in ähnlicher Weise von denjenigen der festen Verbindung H_2O unterscheiden werden, wie etwa die Schwingungszustände der Moleküle des Wasserdampfs und des Wassers: d. h. die Atome jener losen Verbindungen werden im ganzen weitere Bahnen beschreiben und deshalb mehr innere Molekulararbeit verrichten. Um ihnen diese zuzuführen ist Wärme erforderlich. Die so zur Dissoziation aufgewandte Arbeit ist aber zugleich als vorrätige Arbeit vorhanden, weil, sobald der neue Gleichgewichtszustand der getrennten Moleküle gestört wird, sie sich verbinden können, wobei die Dissoziationsarbeit wieder als Wärme zum Vorschein kommt. Zugleich sind dann die chemischen Moleküle in ihren früheren Gleichgewichtszustand übergegangen, in welchem die stationäre Arbeit, die sie bei den Bewegungen um ihre Gleichgewichtslagen verrichten, um den Betrag der beim Akt der Verbindung freigewordenen inneren Arbeit vermindert ist. So gleichen demnach die bei der Verbindung und Dissoziation auftretenden Erscheinungen vollkommen denen, die beim Wechsel der Aggregatzustände beobachtet werden, mit dem einzigen Unterschied, daß zur Dissoziation im allgemeinen viel bedeutendere Arbeitsmengen erforderlich sind, als zur Disgregation, und

daß daher auch der Austausch zwischen vorrätiger und wirklicher Arbeit dort höhere Werte erreicht.

c. Anwendung des Erhaltungsprinzips auf die Lebensvorgänge und das Nervensystem.

Die lebenden Wesen nehmen durch die Regelmäßigkeit, mit der in ihnen chemische Prozesse vor sich gehen, an dem Wechsel vorrätiger und wirklicher, innerer und äußerer Arbeit einen bemerkenswerten Anteil. In den Pflanzen vollzieht sich eine Dissoziation fester Verbindungen. Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, die Salpetersäure und Schwefelsäure der Nitrate und Sulfate werden von ihnen aufgenommen und in losere Verbindungen, wie Holzfaser, Stärke, Zucker, Eiweißstoffe usw. zerlegt, in denen sich eine große Menge vorrätiger Arbeit anhäuft, während gleichzeitig Sauerstoff ausgeschieden wird. In den Tieren und teilweise schon in den Pflanzen werden die von diesen erzeugten Verbindungen unter Aufnahme atmosphärischen Sauerstoffs, also durch einen Verbrennungsprozeß, wieder in die festeren Verbindungen umgewandelt, aus denen die Pflanze dieselben geschaffen hatte, während gleichzeitig die in den organischen Verbindungen angehäufte vorrätige Arbeit in wirkliche Arbeit, teils in Wärme teils in äußere Arbeit der kontraktilen Substanz, übergeht. Die Stätte, von der aus alle diese Vorgänge bei den höheren Tieren beherrscht werden, ist das Nervensystem. Es hält jene Funktionen im Gange, welche die Verbrennungen bewirken, es reguliert die Verteilung und Ausstrahlung der Wärme, es bestimmt die Arbeit der Muskeln. Vielfach, und namentlich in dem letzteren Falle, stehen zwar die von dem Nervensystem ausgehenden Wirkungen selbst unter dem Einfluß äußerer Bewegungen, der Sinnesreize. Aber die eigentliche Quelle seiner Leistungen liegt nicht in diesen, sondern in den chemischen Verbindungen, aus denen sich Nervenmasse und kontraktile Substanz zusammensetzen, und die in wenig veränderter Form der Werkstätte der Pflanze entnommen sind. In ihnen ist die vorrätige Arbeit angehäuft, die sich unter dem Einfluß äußerer Reize in wirkliche umsetzt.

Die Verbindungen, aus denen die Nervenmasse besteht, können wir uns nun, so lange nicht Reizungsvorgänge verändernd einwirken, annähernd in jenem stationären Zustande denken, der nach außen als Ruhe erscheint. Diese Ruhe ist aber nur eine scheinbare, wie in allen Fällen, wo es sich um stationäre Zustände handelt. Die Atome jener komplexen Verbindungen sind in fortwährenden Bewegungen: da und dort geraten sie aus den Wirkungssphären der Atome, mit denen sie bisher verbunden waren, hinaus und in die Wirkungssphären anderer, gleichfalls frei gewordener Atome hinein. Fortwährend wechseln also in einer solchen leicht zersetz-

baren Masse, wie sie die Nervensubstanz bildet, Schließung und Lösung chemischer Verbindungen, und die Masse kann nur deshalb stationär erscheinen, weil sich durchschnittlich ebensoviele Zersetzungen wie Verbindungen vollziehen. Im vorliegenden Beispiele ist dies aber nicht einmal strenge richtig: der Zustand der Nervenelemente ist auch während ihrer Ruhe kein vollkommen konstanter. Bei so komplexen Verbindungen ereignet es sich stets, daß die aus ihren bisherigen Wirkungssphären losgerissenen Atome teilweise nicht in dieselben oder ähnliche Verbindungen wieder eintreten, aus denen sie ausgeschieden waren, sondern daß einige unter ihnen sich zu einfacheren und festeren Verbindungen vereinigen. Man bezeichnet diesen Vorgang als Selbstzersetzung. Ihr sind die organischen Gewebe offenbar in ungewöhnlichem Maße unterworfen, eine Eigenschaft, die wir wohl auf die Wirksamkeit jener Katalysatoren oder Enzyme beziehen müssen, denen die lebende Substanz und insonderheit die Nervenmasse anderseits auch ihre Fähigkeit verdankt, große Mengen chemischer Energie in sich anzusammeln (S. 89 f.). Im lebenden Organismus werden die von der Selbstzersetzung herrührenden Störungen des Gleichgewichtes im allgemeinen ausgeglichen, indem die Zersetzungsprodukte entfernt und neue Materialien für den Ersatz der Gewebsbestandteile zugeführt werden. Wir können deshalb die ruhende Nervensubstanz annähernd als eine festflüssige Masse von stationärem Bewegungszustande ansehen. In einer solchen Masse wird keine Arbeit nach außen frei, sondern die von den einzelnen Atomen erzeugten Arbeitswerte vernichten sich gegenseitig. Diese Vernichtung geschieht zu einem großen Teile schon innerhalb der komplexen chemischen Moleküle. Indem nämlich die Atome jedes Moleküles um ihre Gleichgewichtslagen oszillieren, verrichtet jedes eine gewisse Arbeit, die aber durch die Gegenwirkung anderer Atome kompensiert und so außerhalb des Moleküles nicht merkbar wird. Diese innere Molekulararbeit ist es, die bei einer losen chemischen Verbindung wegen der ausgiebigeren Bewegungen ihrer Atome viel bedeutender ist, als bei einer festen. Sie ist es daher, welche vorrätige Arbeit repräsentiert, insofern bei einer Störung des seitherigen Gleichgewichtszustandes die losere in eine festere Verbindung übergehen kann, wo dann der in der ersteren enthaltene Mehrbetrag innerer zu äußerer Molekulararbeit wird. Teilweise findet aber die Herstellung des Gleichgewichtes auch erst außerhalb der chemischen Moleküle statt. Indem nämlich fortwährend Atome aus loseren in festere Verbindungen eintreten, muß Arbeit entstehen; und indem anderseits Atome aus festeren in losere Verbindungen übergeführt werden, muß hinwiederum Arbeit verschwinden. In beiden Fällen ist es äußere Molekulararbeit, also im allgemeinen Wärme, die erzeugt und wieder verbraucht wird. Nennen

wir die beim Entstehen der festeren Verbindung zum Vorscheine kommende Arbeit positive Molekulararbeit, so läßt sich die bei der Eingehung der loseren Verbindung verschwindende als negative bezeichnen. Die Bedingung für das wirkliche Gleichgewicht einer zersetzbaren Flüssigkeit wie die Nervenmasse ist also die, daß die innere Molekulararbeit oder der Arbeitsvorrat unverändert bleibt, dadurch daß die Mengen positiver und negativer äußerer Molekulararbeit fortwährend sich ausgleichen, oder wie wir es auch ausdrücken können: die innere Molekulararbeit muß konstant bleiben, indem alles, was von derselben in äußere Molekulararbeit übergeht, wieder durch Rückverwandlung in innere Molekulararbeit ersetzt wird. Welche Veränderungen treten nun in diesem stationären Zustande des Nerven ein, wenn sich der Vorgang der Reizung entwickelt?

2. Verlauf der Reizungsvorgänge in der Nervenfaser.

a. Verlauf der Muskelzuckung nach Reizung des Bewegungsnerven.

Die einfachste äußere Erscheinung, welche über die Natur der Reizungsvorgänge im Nerven Aufschluß zu geben vermag, ist der Eintritt und Verlauf der Muskelzuckung nach Reizung des Bewegungsnerven. Die Fig. 24 zeigt einen solchen Verlauf, wie er vom Wadenmuskel eines Frosches mittels einer an ihm befestigten Hebelvorrichtung unmittelbar auf eine rasch bewegte berußte Glasplatte, die an einem schweren Pendel befestigt war, aufgezeichnet wurde. Sie ist unter der für die symptomatische Verwertung der Muskelkontraktion einfachsten Bedingung gewonnen, daß der Muskel bei möglichst schwacher, bloß durch die zeichnende Hebelvorrichtung bewirkter Belastung eine Wurfbewegung infolge der Reizung ausführt. In diesem Fall kann die verstärkende Wirkung, die nach zahlreichen Beobachtungen die Belastung des Muskels auf seine Reizbarkeit hat, einerseits als relativ klein, anderseits aber als eine bei den verschiedenen zu vergleichenden Versuchen hinreichend gleichförmig einwirkende Bedingung angesehen werden[1]. Der

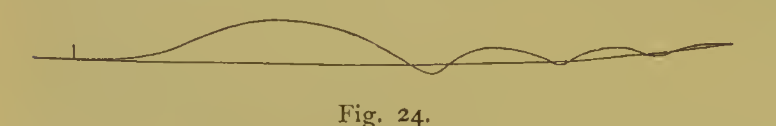


Fig. 24.

[1] Man bezeichnet derartige Zuckungskurven nach dem Vorgang von A. FICK als isotonische (Kurven bei gleicher Spannung) und untercheidet von ihnen solche, bei denen der Muskel durch Überlastung an der Ausführung größerer Kontraktionen verhindert wird, als isometrische (vgl. unten Fig. 26). Natürlich gibt es weder absolut isotonische noch absolut isometrische Kurven, da bei der Wurfbewegung stets zugleich Spannungsänderungen auftreten, die im allgemeinen mit dem belastenden Gewicht zunehmen, ein absolut isometrischer Muskel aber überhaupt keine Kurve mehr zeichnet. Man kann dann aber auch noch Kurven gewinnen unter der Bedingung, daß die Spannung während der Kontraktion zunimmt, wenn man also den Muskel eine Feder spannen läßt (s. g. auxotonische Kurven),

vertikale Strich zur Linken bezeichnet den Moment der Reizung des Nerven. Die so erhaltene Kurve, deren Abszissenlinie wegen der Pendelbewegung ein Stück einer Kreislinie ist, lehrt, daß der Beginn der Zuckung merklich später eintritt als die Reizung, und daß dann die Kontraktion anfangs mit beschleunigter, später mit abnehmender Geschwindigkeit ansteigt, worauf in ähnlicher Weise allmählich die Wiederverlängerung erfolgt. War der Reiz momentan, so ist die ganze Zuckung meist in 0,08—0,1 Sek. vollendet; davon kommt, falls der Nerv unmittelbar über dem Muskel gereizt wurde, etwa 0,01 Sek. auf die zwischen dem Reize und der beginnenden Zuckung verfließende Zeit, die man das Stadium der latenten Reizung zu nennen pflegt. Diese Erfahrung macht es wahrscheinlich, daß der Bewegungsvorgang im Nerven ein relativ langsamer ist. Aber da zunächst unbestimmt bleibt, wie viel von dieser Langsamkeit der Vorgänge auf die Trägheit der Muskelsubstanz zu beziehen sei, so ist das gewonnene Ergebnis nicht von entscheidendem Werte.



Fig. 25.

Näher tritt man der Bewegung im Nerven selbst, wenn dieser an zwei verschiedenen Stellen seiner Länge gereizt wird, einmal entfernt von dem Muskel, das zweite Mal demselben möglichst nahe, und wenn der Versuch so eingerichtet ist, daß der Zeitpunkt der Reizung jedesmal dem nämlichen Punkte jener Abszissenlinie entspricht, auf der sich die Zuckungskurve erhebt. Besitzt der Reiz in beiden Fällen die gleiche Intensität, und bleibt der Nerv in möglichst unverändertem Zustande, so zeigen beide Kurven einen doppelten Unterschied. Erstens fängt, wie HELMHOLTZ entdeckte, die dem entfernteren Reize entsprechende Zuckungskurve später an, das Stadium ihrer latenten Reizung ist größer, und zweitens ist, wie zuerst PFLÜGER fand, die weiter oben ausgelöste Zuckung die stärkere, sie ist höher und, wie ich hinzufügen kann, von längerer Dauer. Will man also zwei gleich hohe Zuckungen hervorbringen, so muß für die vom Muskel entferntere Nervenstelle ein etwas schwächerer Reiz gewählt werden; auch dann pflegt übrigens noch die entsprechende Zuckung eine etwas längere Zeit zu beanspruchen, vorausgesetzt daß man die Untersuchung am lebenden Tier vornimmt. Die beiden Zuckungen unterscheiden sich also nun so wie es die Fig. 25 zeigt: die kleine Strecke zwischen dem Anfange der Zuckungen entspricht offenbar der Zeit, welche die Erregung braucht, um sich von der oberen zur unteren

---

oder daß sie während der Wurfbewegung durch Angreifen einer Last plötzlich vermehrt wird, u. dgl. Die verschiedenen Eigenschaften dieser Kurven sind jedoch nur für die Mechanik des Muskels von Bedeutung.

Reizungsstelle fortzupflanzen; die höher oben ausgelöste Zuckung erreicht aber, obgleich sie in diesem Falle schon durch einen schwächeren Reiz erregt wurde, noch später die Abszissenlinie, als ihrem verspäteten Eintritte entspricht. So ergibt sich denn aus diesen Versuchen erstens, daß der Bewegungsvorgang der Reizung ein relativ langsamer ist, — er berechnet sich für den Froschnerven bei gewöhnlicher Sommertemperatur durchschnittlich zu 26, für den Nerven des Warmblüters bei der normalen Eigenwärme desselben zu 32 Meter in der Sekunde, — und zweitens, daß bei demselben wahrscheinlich keine einfache Übertragung und Fortpflanzung der äußeren Reizbewegung stattfindet, sondern daß in dem Nerven selbst von einem Punkte zum anderen Bewegungsvorgänge ausgelöst werden. Auf letzteres scheint namentlich die ganz konstante und am augenfälligsten an den undurchschnittenen Nerven lebender Tiere zu beobachtende Verlängerung der Zuckungen mit zunehmender Entfernung vom Muskel hinzuweisen[1].

Um einen tieferen Einblick in den Verlauf der Reizungserscheinungen zu gewinnen, muß man sich nun über den Zustand des Nerven in jedem Moment der auf die Reizung folgenden Zeit Aufschluß zu verschaffen suchen. Dies ist auf dem Wege einer die äußeren Nervenwirkungen verwertenden Untersuchung möglich, wenn man in jedem Momente der Reizungsperiode das Verhalten des Nerven gegen einen anderen, prüfenden Reiz von konstanter Größe untersucht. Auch hier sind natürlich, ebenso wie schon bei der einfachen Muskelzuckung, die Eigenschaften der Muskelsubstanz selbst von mitbestimmendem Einflusse; aber dieser wird, ähnlich wie bei den Versuchen über die Fortpflanzung der Reizung, dadurch eliminiert werden können, daß in solchen Fällen, wo die vom Muskel herrührenden Bedingungen konstant bleiben, die beobachteten Veränderungen von den im Nerven ablaufenden Vorgängen herrühren müssen.

---

[1] Vgl. meine Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervenzentren Abt. I, 1871, S. 177. Die von PFLÜGER (Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, S. 140) beobachtete Zunahme der Zuckungshöhe mit der Entfernung vom Muskel ist von vielen Physiologen nach dem Vorgange von HEIDENHAIN (Studien des physiol. Instituts zu Breslau, I, S. 1) auf die Wirkung des Querschnittes oder bei Erhaltung des Zusammenhangs mit dem Rückenmark auf das ungleichmäßige Absterben des Nerven zurückgeführt worden, so daß sie für den lebenden Nerven eine gleiche Erregbarkeit aller Punkte seiner Länge annehmen. Ich habe jedoch, ebenso wie nachher TIEGEL (PFLÜGERs Archiv Bd. 13, S. 598), die größere Erregbarkeit der von dem Muskel entfernteren Strecken auch beim lebenden Tiere, bei welchem der Blutlauf erhalten war, konstatiert, und insbesondere fand ich, daß die von mir beobachtete Verlängerung der Zuckung mit Vergrößerung der Nervenstrecke vorzugsweise deutlich am lebenden Nerven zu finden ist, weshalb sie solchen Beobachtern, die nur an ausgeschnittenen Froschschenkeln experimentierten, entging.

b. Erregende und hemmende Vorgänge bei der Nervenreizung.

Bei jedem Reizungsvorgange müssen sich, wie schon die Anwendung des Erhaltungsprinzipes auf die Vorgänge im Nerven annehmen läßt, zwei einander entgegengesetzte Wirkungen in der Nervenfaser geltend machen: solche, die auf die Erzeugung äußerer Arbeit (Muskelzuckung, Wärmeentwicklung, Sekretion, Reizung von Nervenzellen) gerichtet sind, und andere, welche die frei werdende Arbeit wieder zu binden streben. Die ersteren wollen wir die erregenden, die anderen die hemmenden Wirkungen nennen. Der ganze Verlauf der Reizung ist dann von den in jedem Zeitmomente wechselnden Wirkungen der Erregung und Hemmung abhängig. Um durch den Prüfungsreiz nachzuweisen, welcher dieser Vorgänge, ob Erregung, ob Hemmung, im Übergewicht sei, kann man entweder Reizungsvorgänge untersuchen, die hinreichend schwach sind, daß sie an und für sich, ohne Einwirkung des Prüfungsreizes, keine Muskelzuckung auslösen, oder es muß, so lange die Zuckung abläuft, der Einfluß der letzteren eliminiert werden. Dies geschieht, indem man in solchen Fällen, wo es sich um den Nachweis gesteigerter Reizbarkeit handelt, den Muskel überlastet, d. h. mit einem so bedeutenden Gewichte beschwert, daß sowohl die ursprüngliche wie die durch den Prüfungsreiz für sich ausgelöste Zuckung unterdrückt wird oder höchstens noch eine minimale (eine sogenannte »isometrische«) Zuckung möglich ist. Löst dann der Prüfungsreiz während des Ablaufes der ersten Reizung trotzdem eine überminimale Zuckung aus, so deutet dies auf eine Zunahme der erregenden Wirkungen, und für die Größe der letzteren gibt die Höhe der Zuckung ein ungefähres Maß ab. Die Fig. 26 gibt ein Beispiel dieses Verfahrens. Der Reizungsvorgang, um

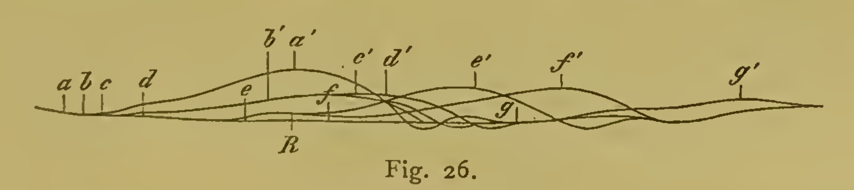


Fig. 26.

dessen Untersuchung es sich handelt, ist durch die Schließung eines konstanten Stromes in aufsteigender Richtung (wobei also die positive Elektrode dem Muskel näher, die negative von ihm ferner war) hervorgerufen worden. Diese Schließung erfolgte im Zeitmomente *a*. Der nicht überlastete Muskel hat infolge der Reizung die Zuckung *a′* gezeichnet. Durch die nun ausgeführte Überlastung wurde dieselbe auf die minimale Höhe *R* herabgedrückt. Als Prüfungsreiz, der den Zustand des Nerven in verschiedenen Momenten des Reizungsvorganges feststellen sollte, wurde

ein Öffnungsinduktionsschlag gewählt, der eine kurze Strecke unterhalb der vom konstanten Strome gereizten Nervenstrecke einwirkte. Die Zuckung, die derselbe, so lange der Reizungsvorgang durch den konstanten Strom nicht eingeleitet wird, am überlasteten Muskel bewirkt, ist ebenfalls eine minimale. Jetzt wird eine Reihe von Versuchen ausgeführt, bei deren jedem, während der Muskel überlastet bleibt, zunächst im Moment *a* der Nerv durch Schließung des konstanten Stromes gereizt und dann in einem bestimmten Zeitpunkte die Auslösung des Prüfungsreizes bewerkstelligt wird. Fällt nun der letztere mit der Schließung des konstanten Stromes zusammen (*a*), so wird die minimale Zuckungshöhe nicht geändert. Tritt er später ein, so entsprechen den Reizmomenten *b*, *c*, *d* usw. sukzessiv die Zuckungen *b'*, *c'*, *d'*, *e'*, *f'*, *g'*. Der Verlauf dieser Zuckungskurven zeigt deutlich, daß in dem gereizten Nerven eine Zustandsänderung eintritt, die sich als gesteigerte Reizbarkeit verrät. Diese beginnt kurz nach der Reizung *a*, erreicht ein Maximum, das ungefähr mit dem Höhepunkte der Zuckungen *a'* und *R* zusammenfällt (*e e'*), und nimmt endlich allmählich wiederum ab, doch dauert sie, wie die letzte Prüfung *g g'* zeigt, erheblich länger an als die primäre Zuckung *a'* [1].

Wo nicht, wie in dem hier gewählten Beispiele, die erregenden, sondern die hemmenden Wirkungen überwiegen, da ist natürlich der Kunstgriff der Überlastung nicht anwendbar, es kann dann aber aus der Größe des vom Prüfungsreize während des Ablaufes der Zuckung hervorgebrachten Effektes leicht auf hemmende Wirkungen geschlossen werden. So läßt sich auf das Übergewicht der Hemmungen mit Sicherheit dann schließen, wenn der Prüfungsreiz gar keinen Effekt hervorbringt. Ein

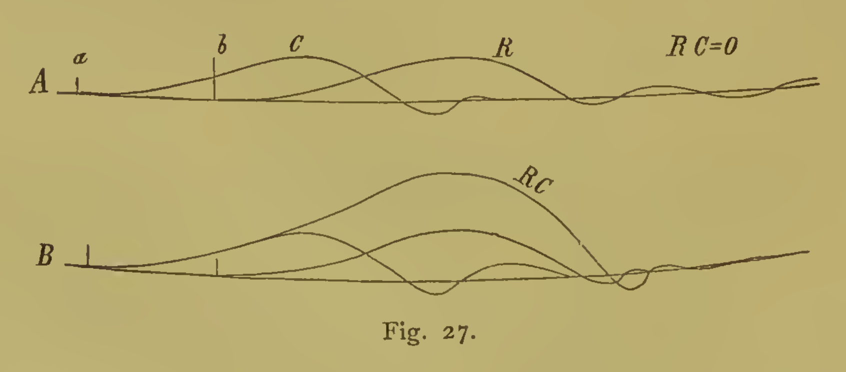


Fig. 27.

derartiges Beispiel zeigt die Fig. 27 [2]. Der untersuchte Reizungsvorgang wird hier wieder durch die Schließung eines aufsteigenden konstanten Stromes hervorgebracht, und der Prüfungsreiz ist, wie vorhin, ein unter

[1] Untersuchungen zur Mechanik der Nerven, I, S. 74.
[2] Ebend. S. 72.

der durchflossenen Strecke einwirkender Öffnungsinduktionsschlag. In den zwei nacheinander ausgeführten Versuchen *A* und *B* wird jedesmal im Moment *a* der Strom geschlossen und im Moment *b* wirkt der Prüfungsreiz ein. Zuerst wird in jedem Versuche die Wirkung des Stromes ohne den Prüfungsreiz sowie die Wirkung des letzteren ohne die vorausgegangene Stromesschließung untersucht: so entstehen die Zuckungen *C* und *R*, die in *A* und *B* völlig übereinstimmen. Dann wird nach der bei *a* erfolgten Schließung sogleich bei *b* der Prüfungsreiz ausgelöst. Hier stellt sich nun in den Versuchen *A* und *B* ein völlig verschiedener Effekt heraus: in *A* wird bloß eine Zuckung *C* gezeichnet, ganz so als wenn der Prüfungsreiz *R* gar nicht eingewirkt hätte ($RC = 0$); in *B* fällt die Zuckungskurve in ihrem Anfange mit *C* zusammen, in einem dem Beginne der Zuckung *R* entsprechenden Moment aber erhebt sie sich über *C* so sehr, daß *RC* höher ist, als die Kurven *R* und *C* zusammengenommen. Aus diesem Verhalten werden wir schließen dürfen, daß in *A* während des Verlaufes der Reizung *C* eine starke Hemmung bestand, während in *B* entweder erregende Wirkungen überwogen oder gar keine Veränderung der Reizbarkeit existierte. Die letztere Alternative läßt sich entscheiden, wenn man wieder in der vorhin angegebenen Weise durch Überlastung die Zuckungen *C* und *R* auf null oder eine minimale Höhe herabdrückt. Dieses Verfahren lehrte, daß in der Tat im Versuche *B* die erregenden Wirkungen im Übergewichte sind. Der Unterschied in den Versuchsbedingungen von *A* und *B* besteht aber darin, daß in *A* der Prüfungsreiz sehr nahe der vom konstanten Strome gereizten Strecke angebracht war, während er in *B* näher dem Muskel lag. Die Versuche zeigen also, daß bei einem und demselben Reizungsvorgange an der einen Nervenstrecke die hemmenden, an der anderen die erregenden Wirkungen überwiegen können [1].

In allen diesen Fällen hängt es übrigens von der Art der Prüfung ab, welche der einander widerstrebenden Wirkungen, ob die erregende oder hemmende, deutlicher nachweisbar ist. Durchweg sind schwache Reize günstiger zur Nachweisung der Hemmung, stärkere zur Nachweisung der Erregung. Prüft man aber den nämlichen Reizungsvorgang abwechselnd mit schwachen und mit starken Reizen, so ergibt sich, daß bei den meisten Reizungen während des größten Teils ihres Verlaufs

[1] Versuche über die Superposition zweier Zuckungen hat zuerst Helmholtz ausgeführt (Monatsber. der Berliner Akad. 1854, S. 328). Er fand, im Widerspruch mit dem oben verzeichneten Resultat, daß immer nur eine einfache Addition der Zuckungen stattfinde. Das stärkere Ansteigen der Summationszuckung ist auch von Kronecker und Stanley Hall bestätigt worden (Archiv f. Physiologie 1879, Supplementband S. 19 f.). Ebenso stimmen die Versuche von M. von Frey (ebenda 1888, S. 213) und J. von Kries (im gleichen Bande S. 537) in allen wesentlichen Punkten mit meinen Ergebnissen überein.

sowohl die erregenden wie die hemmenden Wirkungen gesteigert sind: denn in derselben Reizungsperiode, in welcher der Effekt schwacher Prüfungsreize ganz unterdrückt wird, kann der Effekt starker Prüfungsreize vermehrt sein[1].

Um für das Verhältnis, in welchem in jedem Moment die hemmenden zu den erregenden Wirkungen stehen, ein gewisses Maß zu gewinnen, benutzt man hiernach am geeignetsten wieder »isometrische« Zuckungen und Reize von mäßiger Stärke, die für Hemmung und Erregung ungefähr gleich empfindlich sind. Solche Versuche zeigen nun, daß der Reizungsvorgang, der sich nach Einwirkung eines momentanen Reizes, z. B. eines elektrischen Stromstoßes oder einer mechanischen Erschütterung, entwickelt, folgenden Verlauf nimmt. Im Moment des Eintritts der Reizung und kurz nach demselben reagiert der Nerv gar nicht auf den schwachen Prüfungsreiz: ob der letztere einwirkt oder nicht, der Vorgang läuft in der nämlichen Form ab[2]. Läßt man also zuerst einen Reiz *R* (Fig. 28), dann einen Reiz *C* und endlich die beiden Reize *R*, *C* gleichzeitig auf die nämliche Stelle oder auf zwei einander benachbarte Stellen des Nerven einwirken, so fällt die im dritten Fall gezeichnete Zuckung *R C* genau mit der stärkeren der beiden *R* oder *C*, in unserm Beispiel (Fig. 28 *A*) mit *R*, zusammen. Derselbe Erfolg tritt ein, wenn man zwischen den Momenten *a*, *b* der Reizung nur eine sehr kurze Zeit verfließen läßt. Sobald aber diese Zwischenzeit um ein merkliches wächst, so übertrifft die kombinierte Zuckung die beiden einfachen, und noch ehe der Zeitunterschied die gewöhnliche Zeit der latenten Reizung erreicht, kann leicht *R C* die Summe der beiden Zuckungen *R* und *C* übertreffen, und dies um so mehr, je minimaler die Zuckungen sind (Fig. 28 *B*). Dieses Anwachsen der Reizbarkeit nimmt zu bis zu einem Zeitmoment, der ungefähr dem Höhepunkt der Zuckung entspricht, um dann einer Wiederabnahme Platz zu machen; doch ist noch während einer längeren Zeit nach dem Ende der Zuckung die gesteigerte Reizbarkeit nachzuweisen. Die Fig. 26 S. 105 zeigt diesen weiteren Verlauf vollständig. Demnach läßt sich der zeitliche Verlauf des Reizungsvorganges im allgemeinen in drei Stadien trennen: in das der Unerregbarkeit, der wachsenden und der wiederabnehmenden Erregbarkeit.

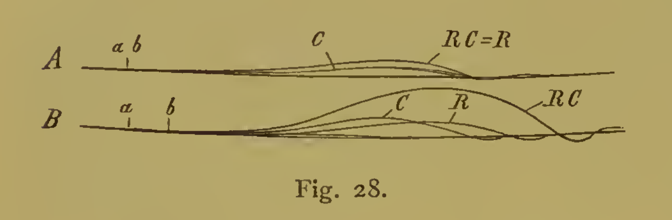


Fig. 28.

---

[1] Mechanik der Nerven I, S. 109 ff.
[2] Ebend. S. 63 und 100.

Häufig kommt es aber vor, daß das letztere Stadium durch eine kurze Zeitperiode unterbrochen wird, während deren plötzlich die Reizbarkeit stark abnimmt, um dann rasch abermals anzusteigen. Diese Abnahme fällt immer mit dem Ende der Zuckung zusammen, sie gibt sich wegen der Schnelligkeit, mit der sie vergeht, nur in einer vergrößerten Latenz des Prüfungsreizes zu erkennen, und sie ist regelmäßig nur bei sehr leistungsfähigen Nerven und Muskeln anzutreffen. Eine solche vorübergehende Hemmung nach Ablauf der Zuckung ist in Fig. 29 *A*

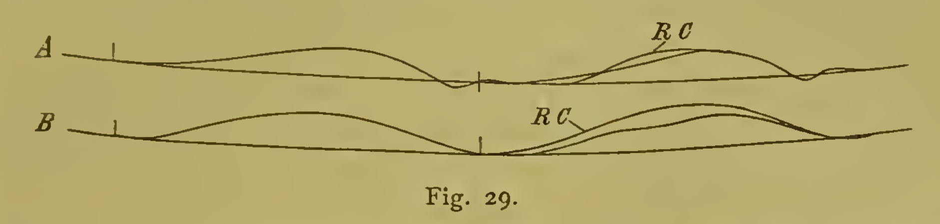


Fig. 29.

sichtbar. Die Zuckung links entspricht dem untersuchten Reizungsvorgang, rechts gehört die nicht bezeichnete Zuckung der einfachen Einwirkung des Prüfungsreizes an, *R C* ist die vom letzteren unter dem Einfluß der vorausgegangenen Reizung ausgelöste Zuckung. In *A* ist der Nerv im frischen Zustande, in *B* ist er nach der Einwirkung mehrmaliger Reize untersucht worden[1]. In dieser Erscheinung tritt die dem Ende der Zuckung folgende Periode vollständig in Parallele mit der ihr vorausgehenden der latenten Reizung. Hier ist es nun aber in beiden Fällen keineswegs ausgeschlossen, daß die im Muskel selbst liegenden Bedingungen an den Erscheinungen beteiligt sind. Denn das in den Anfang der Reizung fallende Stadium der Unerregbarkeit kann sehr wohl dadurch bedingt sein, daß die kontraktile Substanz eine gewisse Zeit braucht, um in die beginnende Kontraktion überzugehen. Das mit dem Ende der Zuckung zusammenfallende Stadium der verminderten Erregbarkeit kann aber nicht minder davon herrühren, daß Gegenwirkungen im Muskel zur Geltung kommen, die schon bei dem raschen Ablauf der Zuckung beteiligt sein mögen. Nichtsdestoweniger wird man diese reaktive Wirkung wahrscheinlich in diesem wie in jenem Stadium als eine dem Nerven und dem Muskel gleichzeitig zukommende Erscheinung anzusehen haben. Hierfür spricht die Tatsache, daß die Dauer dieser Hemmungsstadien von der Beschaffenheit der auf den Nerven einwirkenden Reize wesentlich mitbedingt ist. Läßt man nämlich auf eine Nervenstrecke, die in der Wirkungszone der Anode eines konstanten Stromes liegt, einen Reiz einwirken, so zeigt sich die Dauer jener Hemmungsstadien beträchtlich verlängert.

[1] Ebend. S. 86, 190, 200.

Eine Bestätigung scheinen diese Schlüsse über das Ineinandergreifen erregender und hemmender Wirkungen bei der Nervenerregung durch die Beobachtungen über den Einfluß erregender und hemmender chemischer Reize auf die Nervensubstanz zu empfangen. Schon längst ist bekannt, daß gewisse Salze, besonders die des Natrium, Kalium, Lithium, Ammonium in angemessener Konzentration stark erregend auf den Nerven einwirken, wie die Zuckungen des mit ihm zusammenhängenden Muskels zeigen, wogegen andere Salze, wie die des Kalzium und Magnesium, die Erregbarkeit vermindern oder den Verlauf vorhandener Erregungen hemmen. Die Salze der ersteren Art haben zugleich die Eigenschaft, länger dauernde tetanische Erregungen zu erzeugen. Durch die Einwirkung einer Lösung, die sowohl erregende wie hemmende Stoffe, also z. B. Chlornatrium und Chlorkalzium, enthält, können daher, wie LOEB gefunden hat, rhythmische Muskelkontraktionen ausgelöst werden, indem dabei offenbar abwechselnd die Wirkungen des erregenden und des hemmenden Stoffs überwiegen[1]. Man kann sich daher von diesem Vorgang der chemischen Selbststeuerung, im Hinblick auf die im Organismus vorkommenden rhythmischen Bewegungen, möglicherweise Rechenschaft geben, wenn man annimmt, daß die erregenden Stoffe infolge der Erregung verbraucht werden, während die hemmenden das Übergewicht erlangen, ähnlich wie allgemein infolge der Funktion Sauerstoff verbraucht und Kohlensäure erzeugt wird[2].

Suchen wir uns hiernach vor allem auf Grund der bis dahin am besten zu übersehenden elektrischen Reizungserscheinungen über das Verhältnis der erregenden und hemmenden Wirkungen innerhalb der Nervenfaser Rechenschaft zu geben, so läßt sich hier der Verlauf der Vorgänge, mit Beiseitesetzung der dem reagierenden Muskel zukommenden Eigenschaften, folgendermaßen auffassen. Mit dem Eintritt des Reizes beginnen gleichzeitig erregende und hemmende Wirkungen. Davon überwiegen zunächst die letzteren bedeutend. Im weiteren Verlauf aber wachsen sie langsamer, während die erregenden schneller zunehmen. Häufig behalten diese anscheinend ihr Übergewicht, bis der ganze Vorgang vollendet ist. Ist ein sehr leistungsfähiger Zustand vorhanden, so kommen jedoch unmittelbar nach dem Ablauf der Zuckung noch einmal vorübergehend die hemmen-

---

[1] J. LOEB, PFLÜGERS Archiv, Bd. 75, 1899, S. 303 ff. Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen, 1906, S. 120 ff.

[2] Von A. P. MATHEWS ist übrigens auch der Versuch gemacht worden, die chemische Nervenreizung einerseits mit der Elektronentheorie und anderseits mit den oben geschilderten Erscheinungen der elektrischen Nervenreizung in Verbindung zu bringen. Danach sollen die negativen Elektronen erregend, die positiven hemmend wirken. (Am. Journ. of Physiology, vol. 11, 1904, p. 455 ff.) Alle diese Spekulationen sind aber natürlich noch sehr hypothetisch.

den Wirkungen zur Geltung. Die letztere Tatsache zeigt zugleich, daß der Vorgang kein vollkommen stetiger ist, sondern daß der rasche Effekt der erregenden Wirkungen, wie er bei der Zuckung stattfindet, immer eine Reaktion hemmender Wirkungen nach sich zieht. Das Freiwerden der Erregung gleicht einer plötzlichen Entladung, bei der rasch die für sie disponibeln Kräfte verbraucht werden, so daß während einer kurzen Zeit die entgegengesetzten Wirkungen zur Vorherrschaft gelangen. Die Fig. 30. versucht, diesen Verlauf graphisch zu versinnlichen. Bei *r r'* liegt der Moment der Reizung, die Kurve *a b* stellt den Gang der erregenden, die Kurve *cd* den der hemmenden Wirkungen dar, wobei im letzteren Fall die Stärke der Hemmung durch die Größe der abwärts gerichteten (negativen) Ordinaten der Kurve *c d* gemessen wird. Wir nehmen an, daß schon vor der Einwirkung des Reizes erregende und hemmende Antriebe im Nerven vorhanden sind, die sich aber das Gleichgewicht halten: wir setzen sie den Ordinaten *x a* und *x c* proportional. Die Hemmungskurve ist durch rascheres Ansteigen an ihrem Anfang, die Erregungskurve durch ihr am Ende allmählicheres Sinken gekennzeichnet. Was wir Leistungsfähigkeit des Nerven nennen, ist eine gleichzeitige Funktion von Hemmung und Erregung. Je leistungsfähiger der Nerv ist, um so mehr sind in ihm sowohl die hemmenden wie die erregenden Kräfte gesteigert, und beim erschöpften Nerven sind beide, vorzugsweise aber die hemmenden Kräfte vermindert. Hier ist daher die Reizbarkeit größer, und die vorübergehenden Hemmungen nach Ablauf der Zuckung, die vielleicht, wie die punktierte Kurve bei *m* andeutet, auf eine oszillatorische Wiederholung des Hemmungsvorganges bezogen werden können, sind nicht mehr wahrzunehmen.

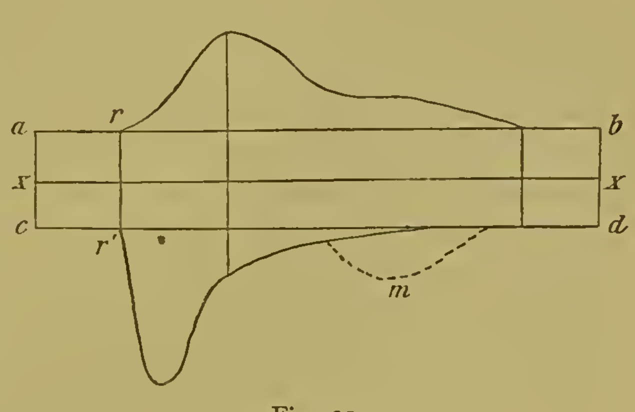


Fig. 30.

c. Nachwirkungen der Reizung: Übung und Ermüdung.

Jeder Reizungsvorgang klingt, wie die Erscheinungen der Erregbarkeitsänderung während desselben gezeigt haben, allmählich in dem Nerven ab, und er überdauert stets während einer merklichen Zeit das Ende der Zuckung. Mit dieser Erscheinung hängt nun augenscheinlich die weitere zusammen, daß sobald man mehrere Reize in solchen Inter-

vallen aufeinander folgen läßt, daß jeder kommende in die Periode des Abklingens der Erregung fällt, die Reizbarkeit zunimmt und unter günstigen Umständen selbst so weit wachsen kann, daß ein schwacher Reiz, der anfänglich gar keine Zuckung herbeiführte, schließlich eine maximale Zuckung auslöst. Dabei nehmen zugleich die Zuckungen an Dauer zu, und es verrät sich auch an der längeren Nachwirkung, daß der Verlauf der Erregung mit der eintretenden Steigerung ein länger dauernder geworden ist. Diese Erscheinungen treten sowohl bei der Reizung durch elektrische Stromstöße wie bei der durch instantane mechanische Einwirkungen auf: sie sind also an den Reizungsvorgang als solchen gebunden, wenn sie auch bei den elekrischen Reizen durch die unten zu besprechenden Vorgänge, die sich an den beiden Elektroden entwickeln, Modifikationen im Sinne dieser an Anode und Kathode wesentlich verschiedenen Vorgänge erfahren[1]. Läßt man die Reize rascher aufeinander folgen, so daß die durch den nächsten erregte Zuckung beginnt, ehe noch die durch den voıangegangenen ausgelöste ganz abgelaufen ist, so entsteht dagegen die unter dem Namen des Tetanus bekannte Dauerkontraktion, die im wesentlichen aus einer Summation der einander superponierten Zuckungen besteht[2]. Abgesehen von dieser uns hier nicht näher interessierenden Summation der Zuckungen, bei deren Entstehung die Eigenschaften der kontraktilen Substanz eine wichtige mitwirkende Rolle spielen, verraten sich nun jene Erscheinungen der Steigerung der Erregbarkeit durch vorangegangene Reize der Hauptsache nach als solche, die der Nervensubstanz zukommen, und an deren Entstehung der Muskel wahrscheinlich nur insofern teilnimmt, als er in den allgemeinsten Eigenschaften seiner Reizbarkeit jener gleicht. Dies geht vor allem daraus hervor, daß diese Erregbarkeitszunahme infolge der Reizung unabhängig vom Eintritt der Zuckung ist. Wählt man den Reiz so schwach, daß er gar keine Zuckung auslöst, oder überlastet man den Muskel so, daß er an der Zuckung verhindert wird, so wird die Erregbarkeitszunahme ganz übereinstimmend, ja wegen des Wegfalls der unten zu erörternden Ermüdungserscheinungen im allgemeinen noch deutlicher beobachtet, als wenn man den Muskel sich zusammenziehen läßt. Ihrem ganzen Charakter nach wird man hiernach diese Erregbarkeitszunahme als das Elementarphänomen des Vorgangs der Übung bezeichnen dürfen. Denn jede an die Funktion nervöser Organe gebundene Übung

---

[1] WUNDT, Archiv für Anatomie u. Physiologie. 1859, S. 537, u. 1861, S. 781. Untersuchungen zur Mechanik der Nerven, I, S. 177 ff.

[2] HELMHOLTZ, Monatsberichte der Berliner Akademie, 1854, S. 328. Genauer erörtert sind diese Summationsphänomene mit Rücksicht auf die Zeitverhältnisse der Reizkomponenten von J. VON KRIES, DU BOIS-REYMONDS Archiv für Physiologie, 1888, S. 538.

besteht eben darin, daß bestimmte Erregungsvorgänge erleichtert werden, ein Erfolg, der am unmittelbarsten durch eine Steigerung der Erregbarkeit innerhalb der in Anspruch genommenen Nervenbahnen eintreten kann. Dabei muß man jedoch die Übungsphänomene auf den Begriff der direkten Übung beschränken, also von allen den durchweg erst nach längerer Zeit sich einstellenden Wirkungen abstrahieren, welche die Übung auch in andern Geweben, wie Muskeln, Gelenken, Sehnen, Knochen herbeiführen kann, und die in ihrer allmählichen Summation allerdings einen sehr wichtigen Bestandteil dessen bilden, was man in dem gewöhnlichen Begriff der Übung zusammenfaßt.

Läßt man den Muskel die Kontraktionen ausführen, zu denen ihn die vom Nerven zugeführten Reize anregen, so tritt nun aber stets nach einiger Zeit ein anderes Phänomen auf, welches das oben geschilderte elementare Übungsphänomen kompensiert und mehr und mehr ein demselben entgegengesetztes Bild vorführt: die Ermüdung. Beide Vorgänge, Übung und Ermüdung, kann man daher in ihrer einfachsten typischen Aufeinanderfolge beobachten, wenn man einen Muskel an einem mäßigen Gewichte, das er zu heben hat, arbeiten läßt, indem ihm in den geeigneten, zwischen den einzelnen Zuckungen eine kurze Frist lassenden Intervallen die Reize zugeführt werden. Hier tritt zunächst in einer anfänglich rasch, dann langsam zunehmenden Steigerung der Leistungen der Übungsverlauf hervor. Von einem gewissen Punkte an bleibt dann anfänglich die Hubhöhe gleich, während die Zuckungsdauer schon beträchtlich zunimmt. Darauf nimmt aber auch die Hubhöhe ab, und die Zuckung wird immer gedehnter, bis schließlich ein einzelner Reizstoß eine schwache aber sehr lang dauernde Kontraktion auslöst, ähnlich derjenigen, die man auch beim frischen Muskel durch die direkte Einwirkung eines konstanten galvanischen Stromes auf die Muskelsubstanz und am ausgeprägtesten bei der Durchströmung eines mittels Kurarevergiftung seiner Nervenerregbarkeit verlustig gegangenen Muskels hervorrufen kann[1]. Schon der Charakter dieser Erscheinungen macht es wahrscheinlich, daß die Muskelsubstanz selbst, nicht der Nerv der hauptsächlichste Sitz derselben ist. In der Tat wird dies durch verschiedene Beobachtungen erwiesen, die in dieser Beziehung einen vollen Gegensatz der Ermüdungsphänomene zu den oben geschilderten elementaren Übungsphänomenen ergeben. Wie man die letzteren auch dann, und zwar am vollkommensten hervorrufen kann, wenn der Muskel gar nicht in Aktion tritt, so unterbleiben umgekehrt die Ermüdungserscheinungen, sobald man irgendwie während der Einwirkung der Reize auf den Nerven die Zusammenziehung des Muskels unmöglich macht. So ermüdet z. B. die

[1] Wundt, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1859, S. 549.

wiederholte Reizung nicht, wenn der Muskel durch Überlastung an der Kontraktion gehindert wird. Läßt man in diesem Fall vor und nach eintretender Überlastung einen Prüfungsreiz auf den Nerven einwirken, so ist der Zuckungserfolg derselbe. Ebenso ermüden die Reize den Nerven nicht, wenn man durch Gifte, wie Kurare, Atropin, welche die Endapparate motorischer Nerven im Muskel außer Tätigkeit setzen, die Nervenstämme aber intakt lassen, Tiere eine Zeitlang des Gebrauchs ihrer Muskeln beraubt und während dieser Zeit Reize auf einen Nerven einwirken läßt[1].

Hieraus ergibt sich, daß die Elementarphänomene der Übung und der Ermüdung wesentlich verschiedenen Ursprungs sind. Die primäre Anlage zu den Vorgängen der Übung ist in der Nervensubstanz gegeben, welche in hohem Grade die Eigenschaft hat, durch Reize derart verändert zu werden, daß sich die Wirksamkeit kommender Reize zunehmend steigert. Alle direkte Übung führt auf dieses Elementarphänomen zurück, an dem der Muskel wahrscheinlich nur insofern teilnimmt, als er Nerven enthält, oder als die kontraktile Substanz selbst gewisse Fundamentaleigenschaften mit der Nervensubstanz gemein hat. Bezeichnen wir als indirekte Übungserfolge alle diejenigen, die erst durch die wirkliche und namentlich die wiederholte Ausübung der Funktionen zustande kommen, so ist dann allerdings an diesen der Muskel insofern in hervorragendem Maße beteiligt, als die gesteigerte Blutzufuhr, die oft wiederholte Kontraktionen im Gefolge haben, eine vollkommenere Ernährung und damit auch eine höhere Funktionsfähigkeit bewirken. Solche indirekte Übungserfolge sind aber prinzipiell von den an Sehnen, Gelenken, Knochen durch die oft ausgeführte Bewegung eintretenden Veränderungen, der vollkommeneren Dehnbarkeit der Sehnen, der Abschleifung der Gelenkflächen usw., nicht verschieden, und sie besitzen einen von jenen primären Erscheinungen wesentlich abweichenden Charakter, da sie erst unter Vermittlung der Änderungen der Blutzufuhr entstehen. Wie die Übungserscheinungen im Nerven, so haben dagegen die Ermüdungserscheinungen, die uns bei der Ausführung mechanischer Leistungen entgegentreten, fast ausschließlich im Muskel ihren Sitz; und das gleiche wird man wohl der Analogie gemäß auch in bezug auf die andern Anhangsorgane des Nervensystems, wie Sinnesorgane und Drüsen, voraussetzen dürfen. Die Nervensubstanz selbst scheint aber in hohem Grad unermüdbar zu sein. Diese Eigenschaft kann nun im Hinblick auf ihre fortwährend stattfindende Arbeitsleistung nur darauf beruhen, daß in ihr Regulierungseinrichtungen von hoher Vollkommenheit wirk-

---

[1] Bowditch, Journal of Physiology, VI, 1887, p. 133. Archiv für Physiologie, 1890, S. 505.

sam sind, welche die Erschöpfung verhindern. Man darf wohl gerade in den schon im Verlauf des einzelnen Erregungsvorganges sich kundgebenden Wechselbeziehungen zwischen erregenden und hemmenden Kräften die Grundlagen einer solchen die lange Dauer der Funktionen und den Widerstand gegen Störungen jeder Art verbürgenden Eigenschaft vermuten. Natürlich kann jedoch dieser Eigenschaft nur eine begrenzte Geltung zukommen, und manche Erscheinungen weisen darauf hin, daß eine einmal eintretende Erschöpfung der Nervensubstanz um so länger dauernde und schwerer zu beseitigende Wirkungen im Gefolge hat, so daß dem gegenüber die relativ leichte Ermüdbarkeit der peripheren Organe als eine Art Schutzeinrichtung erscheint, die den zerstörenden Verbrauch der Nervenkräfte hindert, indem sie, noch ehe er eintritt, die Funktionsfähigkeit der äußeren Werkzeuge der Nerventätigkeit aufhebt.

d. Reizung des Nerven durch den galvanischen Strom.

Einer besondern Erwähnung bedarf noch die Reizung des Nerven durch den konstanten galvanischen Strom, weil die Erscheinungen, die diese Reizung begleiten, in mancher Beziehung das Bild, das wir nach dem allgemeinen Verlauf der Reizerscheinungen von den Nervenvorgängen gewinnen, vervollständigen.

Der galvanische Strom wirkt im allgemeinen sowohl bei seiner Schließung wie bei seiner Öffnung erregend auf den Nerven; in beiden Fällen ist aber der Reizungsvorgang im Bereich der Anode ein wesentlich anderer als im Bereich der Kathode. In der Nähe der letzteren sind bei Strömen von nicht allzu bedeutender Stärke die der Schließung zunächst folgenden Vorgänge von derselben Beschaffenheit, wie sie nach momentanen Reizen in der ganzen Länge des Nerven gefunden werden; der einzige Unterschied besteht darin, daß die erregenden und hemmenden Wirkungen in ermäßigtem Grade fortdauern, so lange der Strom geschlossen ist, indem zugleich fortwährend die Erregung im Übergewichte bleibt. Anders verhält es sich in der Nähe der Anode: hier sind hemmende Kräfte von bedeutender Stärke wirksam, die mit der Stromintensität weit rascher zunehmen als die erregenden Wirkungen, so daß bei etwas stärkeren Strömen, falls die Anode gegen den Muskel hin liegt, die an ihr stattfindende Hemmung die Fortpflanzung der an der Kathode beginnenden Erregung zum Muskel hindert. Infolge davon nimmt mit der Verstärkung des aufsteigend gerichteten Stromes die Schließungszuckung sehr bald wieder ab und verschwindet endlich ganz. Die anodische Hemmung beginnt an der Anode im Moment der Schließung, sie breitet sich dann langsam und allmählich abnehmend in weitere Entfernung aus. Je nach der Stromstärke durchläuft sie nämlich nur zwischen

80 und 500 mm in der Sekunde, bleibt also weit hinter dem mit einer Schnelligkeit von 26—32 m forteilenden Erregungsvorgang zurück. Mit der Stärke des Stromes nimmt übrigens die Geschwindigkeit der Hemmung bedeutend zu, und sie überschreitet endlich auch den Bereich der Kathode. Bei der Öffnung des Stromes verschwinden die während der Schließung vorhandenen Unterschiede mehr oder weniger rasch, und zugleich kommen jetzt an der Kathode vorübergehend hemmende Wirkungen zum Übergewichte: in diesem Ausgleichungsvorgange besteht die Öffnungsreizung. Sie geht vorzugsweise von der Gegend der Anode aus, wo die während der Schließung bestandene Hemmung in Erregung umschlägt, eine Schwankung, die um so rascher geschieht, je stärker der Strom war. Die Eigentümlichkeit der vom konstanten Strom ausgelösten Reizungsvorgänge läßt sich hiernach im allgemeinen dahin feststellen, daß die erregenden und hemmenden Wirkungen, die bei andern Reizungen gleichmäßig über den Nerven verbreitet sind, hier nach der Lage der Elektroden sich scheiden, indem bei der Schließung in der Gegend der Kathode die erregenden, in der Gegend der Anode die hemmenden Kräfte überwiegen, bei der Öffnung aber eine Ausgleichung stattfindet, die vorübergehend die entgegengesetzte Kräfteverteilung herbeiführt[1]. Zum Teil abweichend gestaltet sich der Verlauf des Erregungsvorganges, wenn statt des Nerven der Muskel von einem konstanten galvanischen Strom durchflossen wird, namentlich wenn dabei die gleichzeitige Erregung der im Muskel verlaufenden Nerven durch die Vergiftung der Tiere mit Kurare ausgeschaltet wird. Dann gerät nämlich der Muskel bei Schließung des Stroms in einen dauernden Kontraktionszustand, der während der Dauer der Schließung nur sehr allmählich sich löst und erst im Moment der Öffnung plötzlich verschwindet[2]. Auch auf kurz dauernde, z. B. mechanische, Reize reagiert übrigens der seines Nerveneinflusses beraubte Muskel mit länger dauernden Kontraktionen. Einen ähnlich retardierten Verlauf zeigen die Kontraktionen der glatten Muskelfasern. Noch allmählicher ist endlich Eintritt und Verlauf der Kontraktionen des Protoplasmas der Protozoen auf mechanische und besonders auch auf elektrische Reize[3].

Unter den Begleiterscheinungen der nervösen Reizungsvorgänge sind es neben der Muskelarbeit bis jetzt nur die thermischen und die elektrischen Veränderungen, die eine Ergänzung und in gewissem Maße vielleicht eine Kontrolle der auf die Reizbarkeitserscheinungen gegründeten Schlußfolgerungen

---

[1] Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus. 1859. Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven usw. I, S. 223 ff.

[2] Wundt, Müllers Archiv, 1859 u. 1861.

[3] Verworn, Pflügers Archiv, Bd. 62, 1896, S. 417 und Bd. 65, S. 47. Schenck, ebend. Bd. 66, 1897, S. 241.

gestatten. Doch ist die Ausbeute an Ergebnissen, wie oben (S. 91) schon angedeutet, hier eine äußerst spärliche. An den Nerven findet man zwar, ähnlich wie an andern eiweißreichen Geweben, die mit Verkürzung der Fasern verbundene Wärmestarre, aber thermische Veränderungen im Gefolge der Erregung sind nicht beobachtet, was natürlich nur beweist, daß sie zu gering sind, um unsern Prüfungsmitteln zugänglich zu sein[1]. Dagegen wird bei der Arbeitsleistung des Muskels regelmäßig Wärme frei, während sich zugleich das Verhältnis zwischen Wärmeentwicklung und geleisteter mechanischer Arbeit dem Energieprinzip entsprechend derart verändert, daß mit der Zunahme der mechanischen Energie der relative Betrag der Wärmebildung abnimmt. Dies stellt sich deutlich heraus, wenn man einen Muskel maximale Zuckungen von gleicher Höhe ausführen und dabei verschiedene Gewichte heben läßt, wobei nun mit der Zunahme des Gewichts die Wärmebildung sinkt[2]. Im Unterschiede von diesen Verhältnissen der thermischen Erscheinungen sind elektrische Veränderungen, die den Reizungsvorgang begleiten, in übereinstimmendem Sinne am Nerven wie am Muskel nachzuweisen. Sie bestehen bei beiden darin, daß die erregte Stelle jedesmal negativ elektrisch wird gegenüber irgend einer andern ruhenden Stelle. In eine nähere Beziehung zu den Reizungsvorgängen lassen sich aber diese Veränderungen bis jetzt nicht bringen. Augenscheinlich fehlt uns noch die Kenntnis der chemischen Bedingungen, die ihnen zugrunde liegen. Nur in bezug auf seinen zeitlichen Verlauf läßt jener »Aktionsstrom« eine bestimmte Beziehung erkennen, indem die Geschwindigkeit seiner Fortpflanzung in der Nervenfaser mit der Fortpflanzungszeit des Reizungsvorganges selbst übereinstimmt. Diese Übereinstimmung erstreckt sich auch auf die Fortbewegung der oben geschilderten, durch den konstanten Strom hervorgebrachten Hemmungsvorgänge, indem sich für die an der Anode eintretenden Änderungen ebenfalls eine viel langsamere Fortpflanzung ergibt als für diejenigen an der Kathode. Während die letzteren mit derselben Geschwindigkeit von etwa 32 m in der Sekunde fortschreiten wie die Reizwelle, fand Bernstein für die Bewegung der anodischen Hemmungswelle eine Fortpflanzungszeit von bloß 8—9 m in der Sekunde. Ebenso geht der Abnahme der Erregbarkeit infolge von Giftwirkungen die Abnahme des Aktionsstroms im allgemeinen parallel. Auch scheint hierbei der Aktionsstrom ein etwas empfindlicheres Reagens zu sein als die Muskelwirkung[3].

3. Theorie der Nervenerregung.

Als der nach unseren allgemeinen Vorstellungen über die Mechanik komplexer chemischer Vorgänge vorauszusetzende Molekularzustand der Nervensubstanz wurde oben ein solcher bezeichnet, bei welchem fortwährend positive und negative Molekulararbeit gleichzeitig geleistet werden. Die positive Molekulararbeit wird sich, falls sie überwiegt, entweder als frei werdende Wärme oder als äußere Arbeit, als Muskelzuckung, zu erkennen geben; die negative Molekulararbeit wird ein Verschwinden solcher

---

[1] W. D. Halliburton, Ergebnisse der Physiologie, IV, 1905, S. 38 ff.
[2] A. Fick, Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskeltätigkeit. 1882.
[3] Bernstein, Monatsber. der Berliner Akademie, 1880, S. 186. Wedensky, Pflügers Archiv, Bd. 82, 1900, S. 134 ff.

Arbeitsleistungen, Latentwerden von Wärme, Hemmung einer ablaufenden Muskelreizung, bedingen. Das Gleichgewicht zwischen positiver und negativer Molekulararbeit führt den stationären Zustand des Nerven mit sich, wo weder die Temperatur desselben geändert noch eine äußere Arbeit geleistet wird. Wenn wir unter dem Einfluß eines äußeren Reizes einen Vorgang entstehen sehen, der entweder eine Muskelzuckung hervorruft oder sich auch nur dem prüfenden Reize gegenüber als gesteigerte Reizbarkeit kundgibt, so bedeutet dies demnach eine Zunahme der positiven Molekulararbeit. Wenn umgekehrt eine ablaufende Muskelzuckung gehemmt wird oder die Reaktion gegen einen Prüfungsreiz abnimmt, so bedeutet dies, daß die negative Molekulararbeit größer geworden ist. Da nun je nach Umständen die eine oder die andere dieser Wirkungen eintreten bzw. überwiegen kann, so kommen wir zu dem allgemeinen Satze: durch den Anstoß des Reizes wird sowohl die positive wie die negative Molekulararbeit des Nerven vergrößert. Nach den früher geführten Erörterungen werden wir uns also vorstellen, daß der Reizanstoß ebenso die Vereinigung der Atome komplexer chemischer Moleküle zu festeren Verbindungen wie den Wiederaustritt aus diesen und die Rückkehr in losere und zusammengesetztere Verbindungen beschleunigt. Auf der Restitution dieser komplexen Moleküle beruht die Erholung des Nerven, aus der Verbrennung zu festeren und schwerer zersetzbaren Verbindungen geht seine Arbeitsleistung hervor, auf ihr beruht aber auch seine Erschöpfung. Äußere Arbeit, Muskelzuckung oder Erregung von Nervenzellen, kann der Reiz nur dadurch herbeiführen, daß er die positive Molekulararbeit stets in bedeutenderem Grade als die negative beschleunigt. Aus der ersteren wird dann jene Arbeit der Erregung hervorgehen, die an bestimmte Organe übertragen noch weiter in andere Formen von Arbeit transformiert werden kann. Zugleich müssen sich positive und negative Molekulararbeit in der durch das Verhältnis der erregenden und hemmenden Wirkungen bestimmten Folge über die Zeit verteilen. Zunächst folgt also, dem Stadium der Unerregbarkeit entsprechend, eine Anhäufung vorrätiger Arbeit, indem der Reizanstoß zahlreiche Moleküle aus ihren bisherigen Verbindungen löst. Hierauf beginnt eine Verbrennung, welche von den losgerissenen Teilchen ausgeht und dann die leicht verbrennlichen Bestandteile der Nervenmasse überhaupt ergreift, wobei sich also eine große Menge vorrätiger in wirkliche Arbeit umwandelt. Geschieht diese Verbrennung sehr schnell, so überwiegt nachher wieder während einer kurzen Zeit die Restitution komplexer Moleküle, die in den vorübergehenden Hemmungen bemerkbar wird. Im allgemeinen aber bleibt nach dem Ablauf der Zuckung ein erst allmählich verschwindender Über-

schuß positiver Molekulararbeit zurück, der sich in der verstärkten Wirkung eines hinzutretenden zweiten Reizes kundgibt. Die nämlichen Kurven, durch die wir uns die Beziehungen von Erregung und Hemmung versinnlichten, gelten daher auch für das Verhältnis der positiven zur negativen Molekulararbeit (Fig. 30, S. 111). Das Gleichgewicht zwischen beiden während des Ruhezustandes wird durch die Gleichheit der Anfangs- und Endordinaten $x\,a$, $x\,c$ und $x\,b$, $x\,d$ angedeutet. Im allgemeinen ist aber der innere Zustand des Nerven, nachdem der Reizungsvorgang abgelaufen ist, voraussichtlich nicht mehr genau derselbe wie vorher, sondern es wird im ganzen mehr an positiver Arbeit ausgegeben, als an negativer, an Arbeitsvorrat gewonnen worden sein. Doch zeigt die Tatsache der relativen Unermüdbarkeit des Nerven, daß dieser Unterschied nur ein sehr kleiner ist, so daß sich zum größten Teil, bei leistungsfähigen Nerven wahrscheinlich vollständig, schon während des Ablaufs der Zuckung das Gleichgewicht der Kräfte wieder herstellt. Die so bestehende Tendenz zur Erhaltung des Gleichgewichts zwischen positiver und negativer Molekulararbeit, Ausgabe von Arbeitswerten und Anhäufung vorrätiger Arbeit, scheint eine auf ihrer chemischen Konstitution beruhende Eigenschaft der Nervensubstanz zu sein, in der sie allen andern Geweben überlegen ist, wenngleich sie auch diesen in geringeren Graden zukommt. In der die Molekularvorgänge der Reizung darstellenden Fig. 30 (S. 111) haben diese Verhältnisse darin ihren symbolischen Ausdruck gefunden, daß die obere und die untere Kurve jede einen annähernd gleich großen Flächeninhalt umgrenzt, womit angedeutet ist, daß der Reizungsvorgang im wesentlichen nicht in einer dauernden Störung des Gleichgewichts zwischen positiver und negativer Molekulararbeit, sondern nur in einer verschiedenen zeitlichen Verteilung derselben während des Ablaufs der Reizung besteht, wobei dann die von Moment zu Moment zu verfolgenden Reizbarkeitsänderungen unmittelbar auf die Art dieser veränderten Verteilung hinweisen. Aus allen diesen Erscheinungen, insbesondere aus der geringen Ermüdbarkeit des Nerven geht schon hervor, daß die Wirkungen, die durch äußere Reizanstöße und ihre Folgen in der Konstitution der Nervensubstanz hervorgebracht werden, die Hauptmasse der in dieser zur Verfügung stehenden disponiblen Energie in der Regel nur innerhalb relativ enger Grenzen ändern. Aller Energiewandel spielt sich also hier gleichsam an der Oberfläche eines Energievorrats ab, der selbst in längerer Zeit ein Gleichgewicht zwischen positiver und negativer Molekulararbeit entbehrlich macht.

Von der Summe positiver Molekulararbeit, die durch den Reiz im Nerven frei wird, wandelt sich nun aber immer nur ein Teil in erregende Wirkungen um oder geht, wie wir uns ausdrücken können, in

Erregungsarbeit über; ein anderer mag zu Wärme, ein dritter in vorrätige (negative) Arbeit zurückverwandelt werden. Die Erregungsarbeit ihrerseits wird wieder nur zum Teile zur Auslösung äußerer Reizeffekte, Muskelzuckung oder Reizung von Nervenzellen, verwendet, wie daraus hervorgeht, daß während der Zuckung und nach derselben immer noch gesteigerte Reizbarkeit besteht. Ein neu hinzutretender Reiz findet daher immer noch einen Überschuß von Erregungsarbeit vor. Erfolgt kein neuer Reizanstoß, so geht jener Überschuß wahrscheinlich in Wärme über. Nachdem zunächst an der gereizten Stelle die Erregungsarbeit entstanden ist, wirkt sie aber auf die benachbarten Teile, wo sich nun ebenfalls die vorhandene Molekulararbeit teilweise in Erregungsarbeit umsetzt usf. Nun ist der durch den momentanen Reiz ausgelöste Vorgang stets von längerer Dauer. Während also Erregungsarbeit ausgelöst wird, fließen der betreffenden Stelle neue Reizanstöße aus ihrer Nachbarschaft zu. So erklärt sich jenes Anschwellen der Erregung, das wir bei der Reizung verschiedener Punkte des Nerven wahrnehmen (S. 103). Der ganze Vorgang der Fortpflanzung der Erregung bildet auf diese Weise nicht eine einfache Fortbewegung des Reizungsvorganges, sondern eine kontinuierliche Reihenfolge von Auslösungen. Hierdurch allein erklärt es sich, daß der Erfolg der Reizung in erster Linie nicht von der Stärke des Reizes, sondern von jenem Zustande der Nervensubstanz abhängt, den wir mit einem zusammenfassenden Ausdruck die Reizbarkeit des Nerven nennen. Sie besteht offenbar in nichts anderem als in der durch die individuelle Konstitution der Nervensubstanz bedingten Bereitschaft zur Umwandlung disponibler in aktuelle Energie infolge irgendwelcher Auslösungen, die wahrscheinlich die katalytische Wirkung der in der Nervenmasse enthaltenen Enzyme momentan steigern.

Die Reizung durch den konstanten Strom unterscheidet sich nun von den allgemeinen Reizungsvorgängen offenbar wesentlich dadurch, daß bei jener die Summen positiver und negativer Molekulararbeit nicht gleichförmig verteilt sind, sondern daß, während der Strom geschlossen ist, in der Gegend der Anode die negative, in der Gegend der Kathode die positive Molekulararbeit überwiegt. Dieser Gegensatz wird begreiflich, wenn man erwägt, daß hier die Elektrolyse innere Veränderungen des Nerven herbeiführt. An der positiven Elektrode werden negative, an der negativen positive Ionen ausgeschieden. An beiden Orten wird also durch die Arbeit des elektrischen Stromes Dissoziation erzeugt. Infolge dieser muß zunächst Arbeit verschwinden; aber sobald die losgerissenen Teilmoleküle die Neigung haben, unter sich festere Verbindungen einzugehen, als aus denen sie ausgeschieden wurden, so wird auch die positive Molekulararbeit wiederum zunehmen, d. h. es wird ein Teil der verschwundenen

Arbeit wieder frei werden. Die Reizungserscheinungen führen nun zu dem Schlusse, daß das erstere regelmäßig in der Gegend der Anode, das zweite in der Nähe der Kathode stattfindet. Die näheren chemischen Vorgänge sind uns hierbei noch unbekannt, aber an Beispielen eines analogen Kräftewechsels aus dem Gebiete der elektrolytischen Erscheinungen fehlt es nicht. So scheidet sich bei der Elektrolyse des Zinnchlorürs an der Kathode Zinn aus, in welchem die zu seiner Trennung angewandte Arbeit als Arbeitsvorrat verbleibt, an der Anode erscheint Chlor, das sich sogleich mit dem Zinnchlorür zu Zinnchlorid verbindet, wobei Wärme frei wird. Ähnliche Erfolge können überall eintreten, wo die Produkte der Elektrolyse chemisch aufeinander einwirken. Bei der Öffnung des durch eine Nervenstrecke fließenden Stromes erfolgt dann wegen der Polarisierung derselben eine schwächere elektrolytische Zersetzung in einer dem ursprünglichen Strome entgegengesetzten Richtung, die im Vereine mit der allmählichen Ausgleichung der chemischen Unterschiede die Erscheinungen der Öffnungsreizung verursacht.

Was die Beziehung der hier in ihrem allgemeinen Mechanismus geschilderten Vorgänge zu den elektrischen Veränderungen des gereizten Nerven betrifft, so ist die Tatsache beachtenswert, daß nach den Untersuchungen von BERNSTEIN[1] der Aktionsstrom, der einer momentanen Reizung des Nerven nachfolgt, durchschnittlich schon 0,0006—0,0007 Sek. nach dem Eintritte des Reizes sein Ende erreicht hat, somit vollständig in das Stadium der Unerregbarkeit des Nerven fällt[2]. Die Schwankung hängt daher wahrscheinlich mit den hemmenden Kräften oder mit dem Übergange positiver in negative Molekulararbeit zusammen. Die Art dieses Zusammenhanges bedarf aber noch der näheren Aufklärung, ehe an eine theoretische Verwertung der elektrischen Vorgänge zu denken ist.

An Stelle der an die allgemeine Betrachtungsweise der mechanischen Energetik sich anschließenden Begriffe der positiven und der negativen Molekulararbeit werden gegenwärtig von den Physiologen nicht selten auch auf die allgemeine Mechanik des Nervensystems die dem Gebiet der Stoffwechselvorgänge entnommenen gegensätzlichen Begriffe der »Assimilierung« und »Dissimilierung« angewandt. Ich brauche hier wohl nicht erst darauf hinzuweisen, daß die oben angewandten Begriffe und Ausdrucksweisen nicht etwa erst als Übertragungen dieser bei den mannigfaltigsten Gelegenheiten gebrauchten physiologischen Gegensatzbegriffe ins Mechanische eingeführt worden sind. In der ersten Auflage dieses Werkes und in den ihr vorangehenden »Untersuchungen zur Mechanik der Nerven« ist bereits diese Betrachtungsweise nach

[1] PFLÜGERS Archiv I, S. 190. Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme, 1871, S. 30.

[2] Die Schwankung des Muskelstromes ist von etwas längerer Dauer: sie nimmt etwa 0,004 Sek. in Anspruch (BERNSTEIN, Untersuchungen S. 64), eine Zeit, die aber gleichfalls noch innerhalb der Grenzen des Stadiums der Unerregbarkeit liegt.

dem Vorbild der allgemeinen mechanischen Energetik verwendet worden, ehe noch die Begriffe der Assimilation und Dissimilation in der Physiologie eine Rolle spielten. Wenn ich jene auch jetzt beibehalte, so geschieht das nicht aus Vorliebe für das einmal gebrauchte Schema, sondern weil ich gegen den Gebrauch jener Stoffwechselbegriffe Bedenken hege. Die Vorgänge des Stoffwechsels, die man, in Ermangelung exakterer Begriffe, als Assimilation und Dissimilation bezeichnet, sind uns nämlich, abgesehen von den Effekten, nach denen sie benannt sind, davon also, daß im einen Fall an ein vorhandenes Gewebe gleiche komplexe Gewebsstoffe sich ansetzen, im andern dagegen vorhandene Gewebsstoffe verschwinden, unbekannt. Wir können aus guten Gründen annehmen, daß bei der Dissimilation die Spaltungen der komplexen Moleküle und die infolge solcher Spaltungen eintretenden Verbrennungen überwiegen, während wir umgekehrt voraussetzen dürfen, daß bei der Assimilation vorwiegend synthetische chemische Vorgänge eingeleitet werden; und nach der Analogie anderer katalytischer Prozesse können wir annehmen, daß es sich in beiden Fällen um Enzymwirkungen handelt, die besonders in der Richtung der Spaltungs- und Verbrennungsprozesse plötzlich gesteigert werden können, ein Vorgang, den wir in seinen auffallenderen Graden als »Auslösung« bezeichnen. (Vgl. oben S. 104.) Daß sich alle diese Vorgänge nicht nach irgend einem einfachen Schema gestalten, sondern überall auf einem verwickelten Ineinandergreifen chemischer Prozesse beruhen, lehrt nun schon die vor allem für die Dissimilationsvorgänge sichergestellte Tatsache, daß bei ihnen fortwährend Zerfall vorhandener chemischer Verbindungen und Bildung neuer Verbindungen ineinander greifen. Wenn im allgemeinen bei solchen Dissimilationen Energie in Form von Wärme oder von mechanischer Arbeit frei wird, so ist darum weder sichergestellt, auf welchem Teil der Dissimilationsvorgänge dies beruht, noch auch, ob ein derartiger Energiewechsel mit jeder sogenannten Dissimilation verbunden sein muß, und ob nicht Vorgänge, die wir ihrem chemischen Effekte nach ebenfalls als Dissimilationen bezeichnen müssen, in ihrem Totaleffekt von einem entgegengesetzten Energiewandel begleitet sein können. Unsere Kenntnis des Chemismus der Stoffwechselprozesse ist im einzelnen viel zu unvollkommen, um diese Fragen zu beantworten. Die Assimilations- und Dissimilationstheorie leidet also an der bedenklichen Eigenschaft, daß sie die Vorgänge im Nervensystem durch Analogien zu verdeutlichen sucht, die dunkler sind als sie selber. Wenn man auseinandersetzt, daß Ermüdung der Dissimilation, Erholung der Assimilation entspreche, so werden damit doch schließlich nur für komplexe Symptome ebenso komplexe, aber unserer Nachweisung unzugänglichere Bedingungen eingesetzt[1]. Während Ermüdung und Erholung wenigstens annähernd eindeutige symptomatische Begriffe sind, ist es sehr wahrscheinlich, daß jedem dieser Symptomenkomplexe sehr zusammengesetzte Stoffwechselvorgänge zugrunde liegen, für welche die chemisch bedeutungslosen, im Grunde rein teleologischen Begriffe der Assimilation und Dissimilation Worte sind, hinter denen sich wiederum nur jene symptomatischen Begriffe der Ermüdung und Erholung selbst verstecken. Will man die letzteren näher analysieren, so gibt es dazu bei dem heutigen Stand unseres Wissens nur zwei Wege. Man kann sich erstens auf die Symptome beschränken, dabei aber so viel als möglich die in einem zusammengesetzten

---

[1] Vgl. z. B. BIEDERMANN, Elektrophysiologie, 1895, S. 71 ff.

Symptomenkomplex gegebenen Erscheinungen auf ihre einfachsten Komponenten zurückzuführen suchen. Dann ergeben sich als solche Elementarbegriffe, die übrigens in jeden Ermüdungs- und Erholungsvorgang in wechselnder Weise eingreifen können, Erregung und Hemmung. Beide sind tatsächlich nachweisbare und an ihren Effekten eventuell meßbare Nervenwirkungen. Man kann aber auch zweitens diese Effekte auf die allgemeineren Begriffe zurückzuführen suchen, die uns die mechanische Energetik an die Hand gibt. Dann gelangt man zu den Begriffen der positiven und negativen Molekulararbeit in dem Sinne, in dem oben von ihnen Gebrauch gemacht wurde, bei denen man sich aber allerdings gegenwärtig halten muß, daß sie sich an einem Substrat abspielen, dessen potentielle Energie gegenüber jenen beiden Arbeitsformen im allgemeinen unbegrenzt groß ist[1]. Diese Beschränkung der hypothetischen Grundlagen der Nervenphysiologie auf klare physikalische Analogien scheint mir nun um so wünschenswerter zu sein, je mehr die Anwendung jener Gegensatzbegriffe der Assimilation und Dissimilation auf die verschiedensten Gebiete, Lichtempfindungen, Schallempfindungen und alle möglichen andern physiologischen und psychophysischen Erscheinungen, diesem Begriffspaar in der heutigen Physiologie allmählich eine ähnliche Rolle zuzuweisen scheint, wie sie etwa zu Anfang des 19. Jahrhunderts in der SCHELLINGschen Naturphilosophie die »polaren Gegensätze« gespielt haben, die, außer auf Elektrizität, Magnetismus und chemischen Prozeß, auch auf Sensibilität und Irritabilität, Licht und Dunkel und noch manches andere angewandt worden sind.

4. Einfluß der Zentralteile auf die Erregungsvorgänge.

a. Verlauf der Reflexerregung.

Um die Vorgänge in der zentralen Nervensubstanz zu untersuchen, gehen wir von der Reizung des peripheren Nerven aus und suchen zu ermitteln, in welcher Weise deren Verlauf abgeändert wird, wenn sie zentrale Elemente durchwandern muß. Am einfachsten läßt sich dieser Versuch mittels der Untersuchung der Reflexerregungen ausführen. Man reizt zunächst durch einen Stromstoß von geeigneter Stärke eine motorische Nervenwurzel, deren Zusammenhang mit dem Rückenmark und den ihr zugehörigen Muskeln erhalten blieb; dann wird ebenso der zentrale Stumpf irgend einer sensibeln Wurzel gereizt. Die beiden Zuckungen werden vom Muskel aufgezeichnet, und zugleich wird der Versuch so eingerichtet, daß die Zeitpunkte der Reizung dem nämlichen Punkt der Abszissenlinie beider Zuckungskurven entsprechen. Die Unterschiede im Eintritt und Verlauf der zwei Zuckungen geben uns dann ein Maß für den Einfluß der zwischenliegenden zentralen Substanz.

Zunächst macht man nun hierbei die Beobachtung, daß es bedeutend stärkerer Reize bedarf, um von einer sensibeln Wurzel aus Zuckung her-

[1] Auf der Nichtberücksichtigung dieses Umstandes beruhen augenscheinlich die Einwände, die W. M. Mc DOUGALL (Brain, vol. 26, 1903, p. 153 ff.) vom Standpunkte des Energieprinzips aus gegen die obige Theorie erhoben hat.

vorzubringen. Wählt man möglichst instantane Stromstöße, z. B. Induktionsschläge, so ist es häufig gar nicht möglich überhaupt Reflexzuckungen auszulösen, da man zu Strömen von solcher Stärke greifen müßte, daß Stromesschleifen auf das Rückenmark befürchtet werden müßten[1]. Ist aber die Reflexreizbarkeit groß genug, um den Versuch ausführen zu können, so wiederholen sich an den beiden Zuckungen in stark vergrößertem Maßstabe jene Unterschiede, die uns bei der Reizung zweier verschieden weit vom Muskel entfernter Stellen des Bewegungsnerven entgegengetreten sind (vgl. Fig. 25, S. 103). Die Reflexzuckung tritt nämlich außerordentlich verspätet ein, und sie ist von viel längerer Dauer. Reizt man z. B. eine motorische und eine sensible Wurzel, die in gleicher Höhe und auf der nämlichen Seite in das Mark eintreten, und wählt man die beiden Reize so, daß die Zuckungshöhen gleich werden, so zeigen die zwei Kurven den in Fig. 31 dargestellten Verlauf. Ein

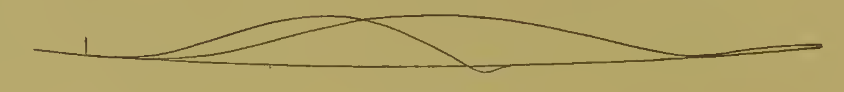


Fig. 31.

wesentlicher Unterschied von den an verschiedenen Stellen des motorischen Nerven ausgelösten Zuckungen liegt hier nur darin, daß, um der Reflexzuckung die gleiche Höhe zu geben, nicht ein schwächerer, sondern ein stärkerer Reiz gewählt werden mußte. Die Unterschiede im Verlauf der Erregung sind aber hier so bedeutend, daß sie ihren Charakter nicht ändern, wie man auch die Intensität der Reize wählen möge. Zwar nimmt mit der Verstärkung der Reize nicht nur die Höhe, sondern auch die Dauer der Zuckungen zu, während sich die Zeit der latenten Reizung vermindert. Aber die schwächsten Reflexzuckungen zeigen immer noch eine verlängerte Dauer und die stärksten einen verspäteten Eintritt, auch wenn man jene mit den stärksten und diese mit den schwächsten direkten Zuckungen vergleicht[2]. Die Zeit, welche die Reizung braucht, um von einer sensibeln Wurzel bis in eine motorische zu gelangen, wird nun offenbar durch die Zeitdifferenz zwischen dem Beginn der beiden Zuckungen, der direkten und der reflektorischen, angegeben, und bei der Kürze der

---

[1] Um eine für länger dauernde Versuchsreihen ausreichende Reflexerregbarkeit zu erhalten, bedient man sich daher zweckmäßig beim Frosche, auf den sich, wo nichts anderes angegeben ist, alle oben mitgeteilten Versuche beziehen, einer Hilfsvergiftung mit minimalen Dosen (0,002 bis höchstens 0,004 Millig.) Strychnin. Durch eigens zu diesem Zweck angestellte Kontrollversuche habe ich mich überzeugt, daß durch minimale Mengen des Giftes der zeitliche Verlauf der Reflexzuckungen nicht abgeändert wird. Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervenzentren, II, 1876, S. 9.

[2] Nur in ganz seltenen Fällen zeigt sich bei maximaler Reflexerregung und minimaler motorischer Reizung eine Ausnahme von dieser Regel, s. a. a. O. S. 21.

Nervenwurzeln wird nur ein verschwindender Teil dieser Zeit auf Rechnung der peripheren Leitung zu setzen sein: wir können daher jene Zeitdifferenz als die Reflexzeit bezeichnen. Zu ihrer Bestimmung wird man aber wegen der Abhängigkeit der latenten Reizungen von der Stärke der Reize wiederum, wie bei der Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den Nerven, solche Versuche auswählen müssen, in denen die Höhe der beiden Zuckungen gleich groß ist.

Dies vorausgesetzt läßt sich die Reflexzeit unter verschiedenen Bedingungen untersuchen. Der einfachste Fall besteht in der in Fig. 31 dargestellten Übertragung von einer sensibeln auf eine dem nämlichen Nervenstamm angehörige motorische Wurzel: wir wollen dies als den Fall der gleichseitigen Reflexerregung bezeichnen. Daran schließt sich die Fortpflanzung des Reizes von einer sensibeln Wurzel auf eine in gleicher Höhe, aber auf der entgegengesetzten Seite aus dem Rückenmark austretende motorische: wir nennen dies die quere Reflexerregung. Dazu kommt endlich drittens die Fortpflanzung in der Höhenrichtung des Rückenmarks, die Höhenleitung der Reflexe, also z. B. die Übertragung von der sensibeln Wurzel eines oberen auf die motorische eines unteren Extremitätennerven. In jedem dieser drei Fälle ist die Reflexzeit von der Stärke der Erregungen nicht in merklichem Grade abhängig. Sie ist, wie vorauszusehen war, relativ am kleinsten bei der gleichseitigen Reflexerregung, wo sie unter normalen Verhältnissen 0,008—0,015 Sekunden beträgt. Sie ist aber, was man vielleicht nicht erwartet hätte, bei der Querleitung relativ größer als bei der Höhenleitung. Vergleicht man nämlich den queren mit dem gleichseitigen Reflex, so beträgt die Verzögerung des ersteren gegen den letzteren durchschnittlich 0,004 Sekunden. Vergleicht man aber den durch Reizung einer sensibeln Armnervenwurzel im Schenkel ausgelösten abermals mit dem gleichseitigen Reflex, so bleibt die Verzögerung in der Regel etwas unter jenem Werte[1]. Da nun im zweiten Fall die Reizung mindestens eine 6 bis 8mal größere Weglänge zurückzulegen hat als im ersten, so ist ersichtlich, daß die Verzögerung bei der Querleitung sehr viel beträchtlicher sein muß als bei der Höhenleitung. Man wird dies jedenfalls darauf beziehen dürfen, daß die Höhenleitung, wie sich aus den unten (in Kap. V) zu erörternden Strukturverhältnissen des Rückenmarks ergeben wird, großenteils durch die Markfasern geschieht, während die Querleitung fast ganz durch das Zellennetz der grauen Substanz vermittelt werden muß. Es bestätigen daher diese Vergleichsversuche den schon aus der langen Dauer der Reflexzeit sich mit Wahrscheinlichkeit ergebenden Schluß, daß die zen-

[1] Ebend. S. 14, 30, 37.

tralen Elemente dem Verlauf der Erregungen ungleich größere Widerstände entgegensetzen als die Nervenfasern. Der nämliche Schluß ergibt sich aus der weiteren Tatsache, daß auch in den Spinalganglien des Frosches eine Verzögerung der Leitung von durchschnittlich 0,003 Sekunden stattfindet, sowie aus der damit im Zusammenhang stehenden Beobachtung, daß die sensibeln Nervenwurzeln reizbarer sind als die Nervenfasern unterhalb der Spinalganglien. Hierbei findet sich dann zugleich das bemerkenswerte Verhältnis, daß die sensibeln Nervenausbreitungen in der Haut wieder leichter erregbar sind als die zur Haut herantretenden Nervenzweige. Wie in den Spinalganglien Einrichtungen existieren, welche die Reizbarkeit der eintretenden Nerven vermindern, so müssen also in der Haut Einrichtungen gegeben sein, welche die entgegengesetzte Eigenschaft besitzen. Für die Nervenstämme und ihre Verzweigungen ist infolgedessen die Reizbarkeit ein Minimum, eine Eigenschaft, die offenbar in hohem Maße geeignet ist, die Zentralorgane vor dem Zufluß zweckloser sensorischer Erregungen zu schützen[1].

b. Steigerungen der Reflexerregbarkeit.

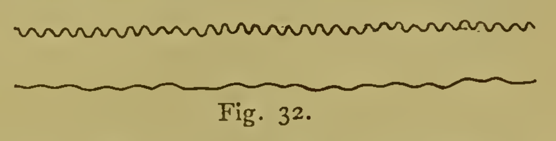
Die durch die zeitlichen Verhältnisse der Reflexleitung nahe gelegte Vorstellung, daß die zentralen Elemente einerseits den ihnen zugeführten Erregungen größere Widerstände entgegensetzen, anderseits aber auch imstande sind, eine größere Summe in ihnen selbst angesammelter Kraft zu entwickeln, empfängt nun ihre Bestätigung durch zahlreiche andere Erscheinungen. Hierher gehört zunächst die Tatsache, daß fast in allen Fällen, in denen nicht auf künstlichem Wege die Erregbarkeit des Rückenmarkes gesteigert wurde[2], ein einzelner momentaner Reizanstoß keine Reflexzuckung auslöst, sondern daß hierzu wiederholte Reize erforderlich sind, worauf dann zugleich die Kontraktion einen tetanischen Charakter anzunehmen pflegt[3]. Innerhalb gewisser Grenzen tritt dabei der Reflex nach derselben Zahl von Einzelreizen auf, ob diese langsam oder schnell

[1] A. a. O. S. 45 f.

[2] Vgl. S. 124, Anm. 1.

[3] Kronecker und Stirling, Berichte der k. sächs. Ges. der Wissensch. zu Leipzig, math.-phys. Kl. 1874, S. 372. Wenn außerdem die genannten Beobachter angeben, daß sich die Reflexzuckung immer durch einen mehr tetanischen Charakter von der einfachen Muskelzuckung unterscheide (Archiv f. Physiologie 1878, S. 23), so kann ich dieser Angabe nicht zustimmen. Sie beruht offenbar darauf, daß Kronecker und Stirling die oben erwähnte minimale Hilfsvergiftung nicht anwandten und daher stärkerer Reize zur Erregung von Reflexen bedurften. Die einfache Reflexzuckung ist etwas länger dauernd, gleicht aber sonst in ihrem Verlauf vollständig der einfachen Muskelzuckung. Damit soll übrigens nicht gesagt sein, daß zwischen einfacher Zuckung und Tetanus überhaupt eine feste Grenze zu ziehen ist. Der in ihrem ansteigenden Teil beschleunigte Verlauf der einfachen Muskelzuckung lehrt vielmehr, daß schon bei ihr mehrere aufeinander folgende Erregungsstöße stattfinden.

einander folgen. Anderseits ist die Dauer eines Reflextetanus nicht, wie die der Kontraktion bei tetanischer Erregung des motorischen Nerven, unmittelbar von der Dauer der Reizung abhängig, sondern bei kürzer dauernder Reizung pflegt der Tetanus die Reizung zu überdauern, bei länger dauernder dagegen früher als dieselbe wieder zu verschwinden[1]. Eine weitere Erscheinung, welche die Unterschiede in den Reizbarkeitsverhältnissen der peripheren und der zentralen Nervensubstanz sehr deutlich zeigt, ist die folgende. Reizt man durch Induktionsschläge, die in nicht allzugroßer Frequenz aufeinander folgen, den motorischen Nerven, so gerät der zugehörige Muskel, wie zuerst HELMHOLTZ[2] gezeigt hat, in Schwingungen von gleicher Frequenz, die man als Ton wahrnehmen oder auch auf einem mit gleichförmiger Geschwindigkeit rotierenden Zylinder mittels einer passenden Vorrichtung aufzeichnen lassen kann. Reizt man nun in derselben Weise das Rückenmark, so gerät der Muskel ebenfalls in Schwingungen, aber die Vibrationsfrequenz ist bedeutend verlangsamt.


Fig. 32.

Die Fig. 32 zeigt zwei auf diese Weise von KRONECKER und HALL gewonnene Schwingungskurven eines Kaninchenmuskels. Bei 42 Reizen in der Sekunde zeichnete der Muskel, als der motorische Nerv gereizt wurde, die obere, als das unterhalb der Medulla oblongata getrennte Rückenmark gereizt wurde, die untere Wellenlinie[3]. In nahem Zusammenhange hiermit steht die Beobachtung von BAXT, daß möglichst einfache Willkürbewegungen immer erheblich länger dauern als einfache Zuckungen, die durch Reizung eines motorischen Nerven ausgelöst werden. So fand z. B. BAXT an sich selbst, daß der Zeigefinger der rechten Hand infolge einer Reizung durch den Induktionsstrom eine Bewegung in durchschnittlich 0,166 Sek. ausführte, zu der bei willkürlicher Innervation 0,296 Sek. erforderlich waren[4].

Die größere Wirksamkeit oft wiederholter Reize auf das Rückenmark ist nun offenbar dadurch bedingt, daß jede Reizung eine Steigerung der Reflexerregbarkeit zurückläßt. Auch in dieser Beziehung bietet aber die zentrale Substanz nur in verstärktem Maße Erscheinungen dar, die uns schon beim peripheren Nerven begegnet sind. Dagegen scheint

[1] BEAUNIS, Rech. expér. sur les conditions de l'activité cérébrale et sur la physiologie des nerfs, 1884, p. 106.

[2] HELMHOLTZ, Monatsberichte der Berliner Akademie 1864, S. 307.

[3] KRONECKER und STANLEY HALL, Archiv f. Physiologie 1879, Supplementband S. 12. Ähnliches beobachteten HORSLEY und SCHAEFER (Journ. of Physiol. VII, p. 96) und beim Menschen GRIFFITH (ebend. IX, p. 39).

[4] HELMHOLTZ und BAXT, Monatsber. der Berliner Akad. 1867, S. 228. 1870, S. 184. Übereinstimmende Resultate ergaben die Versuche von VON KRIES, Archiv f. Physiol. 1886, Supplementband S. 1 ff.

gewissen chemischen Wirkungen, die auf noch unbekannte Weise eine ähnliche Veränderung der Reizbarkeit hervorbringen können, nur die zentrale Nervensubstanz zugänglich zu sein. Die Träger dieser Wirkungen sind die sogenannten Reflexgifte, unter denen das Strychnin wegen der Sicherheit, mit der es die Veränderungen herbeiführt, die erste Stelle einnimmt. Es verdankt diese Eigenschaft wahrscheinlich dem Umstande, daß seine Wirkung sich fast ganz auf die zentrale Substanz des Rückenmarks beschränkt, während andere Nervengifte teils in höheren Nervenzentren, teils in peripheren Nerven Veränderungen hervorbringen, die jenen Einfluß mehr oder minder aufheben können [1].

Die Wirkungen einer solchen Vergiftung sind nun im allgemeinen folgende: 1) Es genügen viel schwächere Reize, um Reflexzuckung auszulösen; bald wird sogar eine Grenze erreicht, wo die Reflexreizbarkeit größer wird als die Reizbarkeit des motorischen Nerven. 2) Schon bei den schwächsten Reizen, die eben Zuckung erregen, ist diese höher und

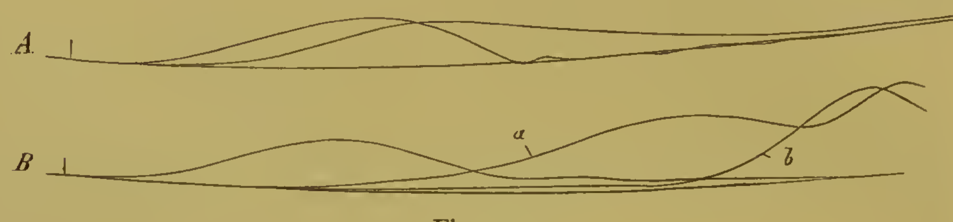


Fig. 33.

namentlich länger dauernd als unter normalen Verhältnissen; bei gesteigerter Giftwirkung geht sie in eine tetanische Kontraktion über. 3) Der Eintritt der Zuckung wird immer mehr verspätet, so daß die Zeit der latenten Reizung auf mehr als das doppelte ihrer gewöhnlichen Dauer vergrößert werden kann. Zugleich nehmen die Unterschiede in der Zeit der latenten Reizung bei starken und schwachen Reizen enorm zu: auf der Höhe der Giftwirkung zeigt der Reflextetanus kaum Gradunterschiede mehr, ob man die stärksten oder die schwächsten Reize wählt, aber bei den letzteren ist der Eintritt desselben außerordentlich verspätet. Die Fig. 33 zeigt ein Beispiel dieser Veränderungen. Die Kurve *A* ist im Anfange der Giftwirkung, die Kurven *B* sind auf der Höhe derselben gezeichnet, *a* wurde durch einen stärkeren, *b* durch einen schwächeren momentanen Reiz ausgelöst; in beiden Fällen ist wieder zur Vergleichung eine direkte Zuckung ausgeführt worden. Diese Verlängerung der latenten Reizung steht ohne Zweifel in unmittelbarem Zusammenhange mit der gesteigerten Reizbarkeit. In der durch das Gift veränderten zentralen

[1] Untersuchungen zur Mechanik der Nerven, II, S. 64.

Substanz kann der Reiz eine längere Zeit nachwirken, um, nach Überwindung der anfänglichen Hemmung, die Erregung auszulösen. Es tritt hier etwas ähnliches ein wie bei der Summierung der Reizungen, nur fällt die Wiederholung des äußeren Reizes hinweg. Wir müssen demnach annehmen, daß der Reiz eine Menge aufeinander folgender Reizungen hervorbringt, die sich summierend schließlich Erregung bewirken. Dies führt zu der Vorstellung, daß infolge der Veränderung die molekularen Hemmungsvorgänge nicht merklich alteriert worden sind, daß aber die positive Molekulararbeit nicht, wie es im normalen Zustande geschieht, alsbald nach ihrem Freiwerden ganz oder großenteils wieder gebunden wird, sondern daß sie sich allmählich anhäuft. Es ist bemerkenswert, daß ähnliche, nur schwächere Wirkungen durch den Einfluß der Kälte auf das Rückenmark hervorgerufen werden[1].

c. Reflexhemmungen durch Interferenz der Reize.

Diesen die Erregbarkeit der zentralen Elemente steigernden Einflüssen stehen nun auch hier hemmende gegenüber. Die Tatsache, die auf diese hemmenden Wirkungen zuerst die Aufmerksamkeit lenkte, besteht in der seit langer Zeit schon bekannten Steigerung der Reflexerregbarkeit des Rückenmarkes nach Abtragung des Gehirnes. Von ihr ausgehend fand SETSCHENOW, daß die Reizung gewisser Hirnteile, des Thalamus, der Zweihügel und der Medulla oblongata, beim Frosche den Eintritt der Reflexe aufhebt oder verzögert[2]. Er war deshalb geneigt anzunehmen, die Funktion der Hemmung sei auf bestimmte Zentralgebiete beschränkt. Indem sich aber weiterhin zeigte, daß auch die Reizung anderer sensibler Nerven sowie der sensorischen Rückenmarksstränge denselben Effekt hervorbringe[3], wurde diese Hypothese genötigt, fast über das ganze Cerebrospinalorgan die Verbreitung solcher spezifischer Hemmungszentren auszudehnen. Wenn jede sensorische Erregung durch die Reizung eines beliebigen anderen sensorischen Elementes gehemmt werden kann, so erhält, wie schon GOLTZ[4] mit Recht bemerkte, das Gebiet der Hemmung

[1] A. a. O. S. 56 f. Daß ROSENTHAL (Monatsber. der Berliner Akademie, 1873, S. 104, u. 1875, S. 419) von einer Abnahme der Latenzzeit beim Strychnintetanus spricht, was ihm noch BIEDERMANN (Elektrophysiologie, 1895, S. 501) nachschreibt, ist mir rätselhaft. Bei starker Strychninvergiftung und Anwendung mäßiger Reize ist die Zunahme der Latenzzeit so auffallend, daß sie ohne alle zeitmessenden Hilfsmittel in die Augen fällt.

[2] SETSCHENOW, Physiol. Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflextätigkeit des Rückenmarks, 1863. SETSCHENOW und PASCHUTIN, Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches, 1865.

[3] HERZEN, Sur les centres modérateurs de l'action reflexe, 1864, p. 32. SETSCHENOW, Über die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven, 1868, S. 40.

[4] GOLTZ, Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches. 1869, S. 44. 50. Dass auch durch andere als die von SETSCHENOW bezeichneten Hirnteile Reflexe gehemmt werden können, zeigte GOLTZ durch seinen Quakversuch: bei Fröschen, deren Großhirnlappen entfernt sind, löst leise Berührung der Rückenhaut fast mit mecha-

eine ebenso weite Ausdehnung wie das der sensorischen Erregung, und die Annahme spezifischer Hemmungszentren wird hierdurch von selbst beseitigt. Obgleich aber jede mögliche Empfindungsreizung, mag sie andere sensible Nerven oder sensible Zentralteile treffen, eine im Ablaufe befindliche Reflexerregung hemmen kann, so tritt dies doch keineswegs unter allen Umständen ein, sondern es kann auch umgekehrt die hinzutretende Reizung den Reflex verstärken, ähnlich wie dies dann immer geschieht, wenn etwa in einer motorischen Faser oder auch in einem motorischen Zentralgebiete zwei Erregungen zusammentreffen. Bezeichnen wir ganz allgemein das Zusammentreffen zweier Reizungen im selben Zentralgebiet als eine Interferenz der Reizungen, so ist nämlich das Ergebnis einer solchen Interferenz abhängig: 1) von dem Stadium, in welchem sich die eine Erregung befindet, wenn die andere beginnt: ist die durch die erstere ausgelöste Muskelzuckung noch im Ablaufe begriffen oder eben erst abgelaufen, so findet in der Regel Verstärkung der Reizungen statt; hat dagegen die eine Reizung längere Zeit schon bestanden, so wird die hinzutretende zweite leichter gehemmt; 2) von der Stärke der Reize: starke Interferenzreize hemmen eine bestimmte Reflexerregung leichter als schwache, ja zuweilen wirken starke Reize auf die nämliche Erregung hemmend, die durch schwache verstärkt wird; 3) von dem räumlichen Verhältnis der gereizten Nervenfasern: solche sensible Fasern, die in gleicher Höhe und auf derselben Seite des Rückenmarkes eintreten, also ursprünglich einem und demselben Nervenstamme angehören, bewirken eine weit schwächere Hemmung, beziehentlich leichter eine verstärkte Erregung, als solche, die auf verschiedenen Seiten oder in verschiedener Höhe eintreten. Endlich ist 4) der Zustand des Zentralorganes von Einfluß: je mehr die normale Leistungsfähigkeit erhalten blieb, um so sicherer darf man unter sonst geeigneten Bedingungen Hemmung der Reflexe erwarten; je mehr Kälte, Strychnin und andere reflexsteigernde Gifte oder Kräfteabnahme des Nervensystems durch Erschöpfung, mangelhafte Ernährung u. dgl. sich geltend machen, um so mehr tritt statt der Hemmung die Verstärkung der Reizungen hervor. Zunächst macht diese Abnahme der Hemmung sich darin geltend, daß es länger anhaltender und stärkerer Reize bedarf, um sie hervorzubringen; auch verschwindet sie immer zuerst für die Reizung der zur selben Wurzel gehörenden Nervenfasern; im Zustande äußerster Leistungsunfähigkeit oder

---

nischer Sicherheit das Quaken aus, dieser Erfolg fehlt dagegen sehr häufig bei unverstümmelten Tieren. Hiernach scheinen also auch die Großhirnlappen hemmend auf die Reflexe wirken zu können. (GOLTZ a. a. O. S. 41.) Nach Versuchen von LANGENDORFF (Archiv f. Physiol. 1877, S. 133) und von BÖTTICHER (Über Reflexhemmung, Sammlung physiol. Abhandl. II. Reihe, Heft III) tritt übrigens derselbe Effekt auch infolge der Blendung der Tiere ein.

erhöhter Strychninwirkung sind aber überhaupt gar keine Hemmungssymptome mehr zu beobachten[1].

Man könnte versucht sein, sich die hemmenden Wirkungen als eine der Interferenz der Licht- und Schallschwingungen analoge Interferenz oszillatorischer Reizbewegungen vorzustellen, bei der sich die zusammentreffenden Reizwellen ganz oder teilweise auslöschten[2]. Doch diese Annahme, die zudem über das einfache Auslöschen der Erregung, wie es z. B. in den vorderen Nervenzellen des Rückenmarks bei Reizung der aus ihnen entspringenden motorischen Fasern stattfindet, gar keine Rechenschaft geben würde, findet in den über den Verlauf der Erregung bekannten Tatsachen keine Stütze. Dagegen weisen die wechselnden Erfolge der Reizinterferenz offenbar darauf hin, daß auch bei der Reizung zentraler Elemente gleichzeitig erregende und hemmende Wirkungen ausgelöst werden. Zugleich ist es aber deutlich, daß hier die Hemmungserscheinungen weit ausgeprägter sind als in der peripheren Nervenfaser. Die besonderen Bedingungen, unter denen jene beiderlei Wirkungen der zentalen Reizung zur Erscheinung kommen, machen es ferner wahrscheinlich, daß insbesondere dann der äußere Effekt der Hemmung entsteht, wenn die Reize so geleitet werden, daß sie in einem und demselben sensorischen Zentralgebiet zusammentreffen, wogegen Summation der Reizungen, wie es scheint, immer dann stattfindet, wenn von verschiedenen sensorischen Zentralgebieten, die gleichzeitig gereizt werden, die Erregung auf die nämlichen motorischen Elemente übergeht. Im allgemeinen werden nun diese beiden Effekte bei jeder gleichzeitigen Reizung verschiedener sensibler Elemente nebeneinander stattfinden können, und es wird von den speziellen Bedingungen abhängen, welcher von ihnen die überwiegende Stärke besitzt.

d. Dauernde Erregungs- und Hemmungswirkungen: positiver und negativer Tonus.

Auf solche spezifische Bedingungen, bei denen die Verbindungen, in denen die verschiedenen nervösen Elemente untereinander und mit ihren Anhangsapparaten stehen, eine wesentliche Rolle spielen, weisen ins-

[1] Untersuchungen usw. II, S. 84 ff., S. 106 ff. Dagegen scheint das Morphium in einem gewissen Stadium seiner Wirkung die zentralen Hemmungen zu verstärken. Denn Heidenhain und Bubnoff fanden, daß die durch Reizung der motorischen Rindenfelder des Gehirns entstandenen Kontraktionen bei Tieren durch taktile Hautreize im gewöhnlichen Zustand verstärkt, in der Morphiumnarkose aber gehemmt werden. (Pflügers Archiv Bd. 26, S. 137 ff.)

[2] Auf diesen Gedanken hat E. Cyon eine Theorie der zentralen Hemmungen gegründet. (Bulletin de l'acad. de St. Pétersbourg, VII, Dez. 1870.) Auch die tatsächlichen Grundlagen derselben, die sich auf die Gefäßinnervation beziehen, hat übrigens Heidenhain angefochten. (Pflügers Archiv f. Physiologie Bd. 4, S. 551.)

besondere auch gewisse Erscheinungen hin, die man an den mit ihren zentralen Ursprungsstätten in Verbindung gebliebenen Nerven und Muskeln beobachtet. Dahin gehört zunächst die Tatsache, daß der Muskel, so lange er durch seinen Nerven mit dem Zentralorgan verbunden bleibt, dauernd in einer gewissen Spannung verharrt, die aber augenblicklich aufhört, wie sich an einer geringgradigen Verlängerung des belasteten Muskels zu erkennen gibt, wenn der Nerv durchschnitten wird[1]. Diese dauernde Spannung während der Ruhe hat man den Tonus des Muskels genannt. Sein Verschwinden bei der Trennung des Nerven weist darauf hin, daß er in einer dauernden Erregung des Nerven, die diesem von seinen zentralen Elementen zufließt, seinen Grund hat. Überdies scheinen auf seine Erhaltung die Verbindungen, in denen die zentralen Elemente untereinander stehen, von Einfluß zu sein. Denn die in den motorischen Nerven des Rückenmarks den Skelettmuskeln zufließende tonische Erregung läßt auch dann nach, wenn man nicht den motorischen Nerven selbst, sondern die sensibeln Wurzeln der Rückenmarksnerven durchschneidet[2]. Danach ist wohl anzunehmen, daß ein Teil der die Erregung auslösenden Kräfte den motorischen Nervenzellen erst aus ihren Verbindungen mit sensibeln Elementen zufließt, während die von manchen Beobachtern wahrgenommene Fortdauer des Tonus nach der Trennung solcher sensibler Verbindungen wohl auf eine daneben bestehende selbständige Quelle erregender Kräfte in den Ursprungszellen der motorischen Nervenfasern bezogen werden darf. Anderseits scheinen aber auch die zentralen Elemente je nach den Bedingungen, unter denen sie vermöge ihrer näheren oder ferneren Verbindung mit andern ähnlichen Elementen stehen, umgekehrt hemmende Kräfte im Überschuß zu erzeugen und auf ihre peripheren Fortsätze zu übertragen. Hierauf deutet nämlich die Beobachtung hin, daß die Zunahme des Tonus einer bestimmten Muskelgruppe regelmäßig eine Abnahme der Spannung in ihren Antagonisten im Gefolge hat, so daß also z. B. verstärkte Erregung der Beugemuskeln eines Gliedes verminderte der Streckmuskeln und umgekehrt nach sich zieht[3]. Kann diese Erscheinung wohl als ein negativer Tonus bezeichnet werden, so liegt es nahe, die so sich ergebenden entgegengesetzten Tonusformen zu den schon am peripheren Nerven und dann in gesteigertem Maße an den zentralen Gebilden überall zu beobachtenden Grundphänomenen der Erregung und Hemmung in Beziehung zu bringen,

---

[1] Brondgeest, Over den Tonus der willekeurigen Spieren. Utrecht 1860.

[2] Cyon, Ber. d. sächs. Ges. der Wiss. Math.-phys. Abt. 1865, S. 86. Vgl. dagegen G. Heidenhain, Pflügers Archiv f. Physiologie Bd. 4, 1871, S. 435.

[3] H. E. Hering und Sherrington, Pflügers Archiv f. Physiologie Bd. 68, 1897. S. 222 ff. H. E. Hering, Ergebnisse der Physiologie von Asher und Spiro, I, 1902, S. 503 ff. Sherrington, ebend. IV, 1905, S. 801 ff.

wobei nur hinzuzufügen ist, daß nach allen diesen Beobachtungen das wechselnde Übergewicht erregender und hemmender Kräfte wesentlich mit von den Einflüssen abhängt, unter denen die zentralen Elemente infolge ihrer Verbindung mit andern ähnlichen Elementen und den von diesen letzteren ihnen zugeführten Reizungsvorgängen stehen.

5. Theorie der zentralen Innervation.

a. Allgemeine Theorie der zentralen Molekularvorgänge.

Da die Erscheinungen der zentralen Innervation auf ähnliche einander entgegengesetzte Molekularwirkungen hinweisen, wie sie uns beim Erregungsvorgang in der Nervenfaser begegnet sind, so werden wir von den dort entwickelten allgemeinen Anschauungen auch hier ausgehen können. Wir setzen demnach zunächst für die zentrale Substanz einen ähnlichen stationären Zustand voraus, wie er für den Nerven angenommen wurde, einen Zustand also, bei dem die Leistungen positiver und negativer Molekulararbeit im Gleichgewicht stehen. Durch den zugeführten Reiz werden nun wieder beide Arbeitsmengen durch die Beschleunigung der in der Nervensubstanz wirksamen katalytischen Vorgänge vergrößert. Aber alles deutet darauf hin, daß in diesem Fall zunächst die Vergrößerung der negativen Molekulararbeit bedeutend überwiegt, daher ein momentaner Reizanstoß in der Regel gar keine Erregung auslöst. Wiederholen sich jedoch die Reize, so wird bei den folgenden allmählich die negative im Verhältnis zur positiven Molekulararbeit verringert, bis endlich die letztere so weit angewachsen ist, daß Erregung entsteht. Wir können uns demnach vorstellen, daß in einer gereizten Nervenzelle ein analoger Vorgang statthat, wie er sich im Nerven bei der Schließung des konstanten Stromes an der Anode entwickelt. Unter der Wirkung des Reizes geschehen solche Vorgänge, die in der Überführung festerer in losere Verbindungen, also in der Anhäufung vorrätiger Arbeit bestehen, in gesteigertem Maße. Aber während bei der Wirkung des Stromes auf den Nerven die elektrolytische Aktion Zersetzungen einleitet, die normalerweise im Nerven nicht stattfinden, müssen wir annehmen, daß jede Reizung der Nervenzelle vorzugsweise die auf Bildung komplexer chemischer Moleküle, also auf Ansammlung vorrätiger Arbeit gerichtete Wirksamkeit steigert. Es führt dies auf einen wichtigen Unterschied der Nervenfaser von der zentralen Substanz, auf den auch andere physiologische Erwägungen hinweisen. Die zentrale Substanz, wahrscheinlich die Nervenzelle, ist die eigentliche Werkstätte jener Stoffe, welche die Nervenmasse zusammensetzen. In den Nervenfasern werden diese Stoffe infolge der physiologischen Funktion zum größten Teile

verbraucht, aber sie können in ihnen zwar teilweise restituiert werden, wie die Hemmungsvorgänge andeuten, die jede Erregung begleiten; diese Neubildung ist aber im allgemeinen nicht zureichend, um den Verbrauch zu decken. Denn getrennt von ihren Ursprungszellen verlieren die Fasern ihre nervösen Bestandteile, und die Wiedererneuerung der letzteren muß von den Zentralpunkten ausgehen[1]. Auch im Zustand der Funktionsruhe besteht demnach in der zentralen Substanz kein völliges Gleichgewicht des Stoff- und Kräftewechsels. Aber die Abweichung findet hier im entgegengesetzten Sinne statt wie in der Nervenfaser. In der letzteren überwiegt die Bildung definitiver Verbrennungsprodukte, bei welcher positive Arbeit geleistet wird; in den Zentren hat die Erzeugung komplexer Verbindungen, in denen sich vorrätige Arbeit ansammelt, das Übergewicht. So wahr es ist, daß im Tierkörper im ganzen die positive Arbeitsleistung, also die Verbrennung der komplexen organischen Verbindungen die Oberhand hat, so war es doch eine durchaus falsche Auffassung, wenn diese Art des Stoff- und Kräftewechsels als die ausschließliche galt, wie solches früher infolge der falschen Gegenüberstellung des pflanzlichen und des tierischen Stoffwechsels durchweg geschah. Vielmehr finden nebenbei immer noch Reduktionen, Auflösungen festerer in losere Verbindungen statt, wobei Arbeitsvorrat angesammelt wird. Gerade das Nervensystem ist eine wichtige Stätte solcher Anhäufung vorrätiger Arbeit. In die Bildung der Nervensubstanz gehen Verbindungen ein, die zusammengesetzter sind als die Nahrungsstoffe, aus denen sie herstammen, und einen hohen Verbrennungswert besitzen, in denen also eine große Menge vorrätiger Arbeit aufgespeichert ist[2]. Die Nervenzellen, die, wie wir annehmen dürfen, die Hauptbildnerinnen dieser Verbindungen sind, gleichen so in gewissem Sinne den Pflanzenzellen. Auch sie sammeln vorrätige Arbeit an, die, nachdem sie beliebig lange latent geblieben, wieder in wirkliche Arbeit übergeführt werden kann. So sind die Nervenzellen die Vorratsstätten für künftige Leistungen. Die Hauptverbrauchsorte der von ihnen aufgespeicherten Arbeit aber sind die peripheren Nerven und ihre Endorgange. Aus diesen Erwägungen ergibt sich der wahrscheinliche Schluß, daß der Zusammenhang der zentralen Substanz mit den aus ihr entspringenden Nervenfasern nicht bloß in der Übertragung jener Molekularbewegungen, die wir Erregungsvorgänge nennen, besteht, sondern daß außerdem eine fortwährende Stoffwanderung in der Richtung zu den Nervenfasern stattfindet, durch welche diesen von neuem Stoffe zugeführt werden, in denen vorrätige Arbeit angesammelt ist. Darauf läßt sich der nutritive Einfluß zurückführen, den überall

[1] Vgl. S. 85.
[2] Vgl. S. 89.

die zentrale Substanz auf die mit ihr zusammenhängenden Nervenfasern und durch sie wieder auf die von ihnen versorgten Organe ausübt. Neben dieser, allen Nervenzentren und Nervenfasern zukommenden und mit der allgemeinen Mechanik der zentralen Innervation eng zusammenhängenden Ernährungsfunktion eine besondere Gattung nutritiver Nerven anzunehmen, erscheint durch nichts gerechtfertigt. Notwendig müssen aber die Bedingungen, unter denen jene Stoffwanderung steht, wieder auf die Verhältnisse der Reizbarkeit und den Verlauf der Erregungen zurückwirken. Hat z. B. in einem zentralen Gebiet infolge lang dauernder Ruhe eine große Ansammlung vorrätiger Arbeit stattgefunden, so werden im allgemeinen in diesem Gebiet selbst und in den damit in Verbindung stehenden Nervenfasern intensivere und dauerndere Arbeitsleistungen stattfinden können. Ebenso ist es nicht unwahrscheinlich, daß sich vermöge jener Stoffwanderungen neurodynamische Wechelwirkungen zwischen benachbarten Zentralteilen entwickeln, infolge deren die an einem bestimmten Punkte stattfindenden Arbeitsleistungen durch die Zufuhr vorrätiger Arbeit von benachbarten Punkten aus gesteigert werden[1].

Das verschiedene Verhalten der zentralen Substanz und demnach, wie wir annehmen können, der Nervenzellen oder mindestens eines großen, für die Leistungen der Nervenzentren besonders bedeutsamen Teils derselben gegen Reize, die ihnen zugeleitet werden, weist uns aber ferner darauf hin, daß es in einer jeden solchen Zelle *zweierlei Gebiete* gibt, *deren eines sich in seiner Erregbarkeit der peripheren Nervensubstanz verwandter zeigt, während das andere davon in höherem Grade abweicht.* Wir wollen jenes die *periphere*, dieses die *zentrale Region* der Nervenzelle nennen. Dabei sollen übrigens diese Ausdrücke lediglich in *funktionellem*, nicht in anatomischem Sinne verstanden werden. Ob das zentrale Funktionsgebiet auch der zentralen, das periphere der peripheren Region der Zelle entspricht, kann hier ganz dahingestellt bleiben. Wer es für zweifelhaft ansieht, ob die Nervenzellen funktionelle Zentren sind, mag sogar in irgend andern Strukturverhältnissen der ganzen Substanz das Substrat dieser funktionellen Unterschiede sehen. Das Wesentliche ist, daß die Erscheinungen der zentralen Erregung auf solche Unterschiede hinweisen. Zentrale und periphere Region sollen also hier in keinem andern Sinne gebraucht werden als in dem eines den Zentralgebieten vorzugsweise zukommenden und eines der peripheren Nervenfaser verwandteren Verhaltens. Die zentrale Region ist demnach, so nehmen wir an, vorzugsweise die Bildungsstätte jener

[1] Vgl. hierzu die Erörterungen über die abnorme Steigerung der Erregbarkeit in der Großhirnrinde, die gewissen Bewußtseinsstörungen (Traum, Hypnose) mutmaßlich zugrunde liegt, in Abschn. V.

komplexen Verbindungen, welche die Nervenmasse zusammensetzen, und damit der Ansammlungsort vorrätiger Arbeit. Eine ihr zugeführte Reizbewegung beschleunigt die Molekularvorgänge in der ihnen einmal angewiesenen Richtung und verschwindet daher ohne äußeren Effekt. Anders in der peripheren Region. Sie nimmt zwar auch noch Teil an der Verwandlung aktueller in vorrätige Energie; aber außerdem findet sich in ihr bereits ein intensiverer Stoffverbrauch mit Arbeitserzeugung, wobei ihr ein Teil des Verbrauchsmaterials von der zentralen Region zufließt. Wird sie von einem Reize getroffen, so wird zunächst auch hier die negative Molekulararbeit in höherem Grade als die positive gesteigert. Doch während die erstere bald wieder auf ihre gewöhnliche Größe sinkt, dauert die letztere länger an; sie kann daher, entweder nach einem größeren Zeitraume der Latenz oder infolge neuer Reizanstöße, Erregung hervorbringen. Auch hier wird übrigens, wie beim Nerven, immer nur ein Teil der positiven Molekulararbeit in Erregungsarbeit und wiederum nur ein Teil der letzteren in äußere Erregungseffekte übergehen; ein anderer wird wieder in negative zurückkehren, die Erregungsarbeit kann ganz oder teilweise in andere Formen von Molekularbewegung verwandelt werden. Ferner wird, sobald einmal Erregung entstanden ist, die angehäufte Erregungsarbeit verhältnismäßig rasch aufgebraucht, analog einer explosiven Zersetzung. Entsprechend der stärkeren Hemmung hat sich jedoch eine größere Summe von Erregungsarbeit ansammeln können, und demgemäß ist auch der auftretende Reizeffekt ein stärkerer als bei der Reizung des Nerven. Die reizbare Region und die periphere Nervensubstanz verhalten sich in dieser Beziehung etwa ähnlich wie ein Dampfkessel mit schwer beweglichem und ein solcher mit leicht beweglichem Ventile. Dort muß die Spannkraft der Dämpfe zu einer bedeutenderen Größe anwachsen, bis das Ventil bewegt wird, der Dampf entströmt dann aber auch mit größerer Kraft. Wahrscheinlich zeigt dabei die periphere Region der zentralen Substanz in verschiedenen Fällen ein verschiedenes Verhalten, indem sie bald mehr bald weniger der peripheren Nervensubstanz selbst sich annähert. So werden z. B. die durch die Hinterhörner des Rückenmarks nach oben geleiteten sensibeln Erregungen sichtlich weniger verändert als die außerdem durch die Vorderhörner vermittelten Reflexerregungen. Es mag sein, daß diese Unterschiede durch die Zahl zentraler Zellen, welche die Reizung durchlaufen muß, bedingt sind. Es ist aber auch denkbar,. daß zwischen denjenigen Gebieten, die wir zentrale und periphere Region genannt haben, ein allmählicher Übergang stattfindet, und daß gewisse Fibrillen in mittleren Regionen endigen, in denen zwar die Hemmung keine vollständige, aber doch die Fortpflanzung der Reizung erschwert ist.

Jene eigentümliche Steigerung der Reflexreizbarkeit, die durch wiederholte Reize oder durch Giftwirkungen herbeigeführt wird, läßt sich nun so deuten, daß infolge dieser Einflüsse die einmal ausgelöste positive Molekulararbeit nicht mehr oder unvollständiger als gewöhnlich wieder in negative zurückverwandelt werden kann. Infolgedessen häuft sie sich so lange an, bis Erregung entsteht. Die genannten Einwirkungen hindern also die Restitution der Nervensubstanz, und sie machen es dadurch verhältnismäßig schwachen äußeren Anstößen möglich, eine rasch um sich greifende Zersetzung herbeizuführen, infolge deren die vorrätigen Kräfte in kurzer Zeit erschöpft werden.

Die Erscheinungen der wechselseitigen Hemmung solcher Erregungen, die von verschiedenen Seiten her den nämlichen Nervenzellen zugeführt werden, sowie die Tatsache, daß durch gewisse Zellen die Reizung nur in einer Richtung sich fortpflanzt, in der entgegengesetzen aber gehemmt wird, machen endlich noch folgende Annahme nötig: Reizungen, welche die zentrale Region einer Nervenzelle ergreifen, führen eine Fortpflanzung der hier stattfindenden Hemmungsvorgänge (der negativen Molekulararbeit) auf die periphere Region herbei, und ebenso bedingen Reizungen, welche die periphere Region treffen, eine Ausbreitung der hier ausgelösten Erregungsvorgänge (der positiven Molekulararbeit) über die zentrale Region. Auch hier bleibe dahingestellt, ob die in funktioneller Beziehung zentrale Region dies ihrer anatomischen Lage nach ist oder nicht, und ob neben den zu diesen Unterschieden allerdings vorzugsweise geeignet erscheinenden Nervenzellen noch andere funktionelle Differenzierungen in den Zentralorganen existieren. Dies vorausgesetzt erhellt nun die innere Wahrscheinlichkeit des obigen Satzes aus der bekannten Tatsache, daß sich bei allen chemischen Vorgängen, bei denen der Gleichgewichtszustand komplexer Moleküle einmal gestört worden ist, diese Störung auf weitere Moleküle zu übertragen pflegt, und daß solche Übertragungen insbesondere bei den Auslösungsprozessen, zu denen die Reizungsvorgänge in ausgesprochenem Maße gehören, eine entscheidende Rolle spielen. Die Explosion der kleinsten Menge von Chlorstickstoff genügt, um viele Pfunde dieser Substanz zu zersetzen, und ein einziger glühender Span kann das Holz eines ganzen Waldes verbrennen. Im vorliegenden Fall könnte nur darin eine Schwierigkeit zu liegen scheinen, daß sich jedesmal je nach der Richtung entgegengesetzte Molekularvorgänge über eine und dieselbe Masse ausbreiten. Aber wir müssen erwägen, daß diese Vorgänge in jeder Region fortwährend nebeneinander bestehen, und daß, wie schon der fortwährende Austausch der Stoffe verlangt, zwischen beiden Regionen ein kontinuierlicher und allmählicher

Übergang stattfindet. Es mag hier wieder an das Beispiel des durch den konstanten Strom veränderten Nerven erinnert werden. Im Bereich der Anode überwiegen hemmende, im Bereich der Kathode erregende Molekularprozesse. Aber durch Prüfungsreize von verschiedener Stärke läßt sich nachweisen, daß an der Anode nicht nur die Hemmung, sondern auch die Erregung gesteigert ist, und anderseits pflanzt sich der hemmende Vorgang bei wachsender Stromstärke bis zur Kathode und noch über dieselbe hinaus fort. (Vgl. S. 115 f.) Ähnlich in der Nervenzelle. So können wir uns z. B. das Verhalten der Zellen der Hinter- und Vorderhörner des Rückenmarks zu den ein- und austretenden Fasern durch die Fig. 34 veranschaulichen. *M* soll eine Zelle des Vorderhorns, *S* eine solche des Hinterhorns bedeuten, *c* und *c'* seien die zentralen, *p* und *p'* die peripheren Regionen derselben, wobei diese Begriffe wieder in rein funktionellem Sinne genommen werden. In der Vorderhälfte des Marks kann die Reizung nur von *m'* nach *m*, innerhalb der hinteren Hälfte nur von *s* nach *s'* sich fortpflanzen, der von *m* oder *s'* ausgehende Reiz wird in *c*, *c'* gehemmt. Eine Übertragung der Reizung zwischen *S* und *M* aber kann nur in der Richtung von *S* nach *M* stattfinden, nicht umgekehrt, weil der bei *m* einwirkende Reiz in *c* erlischt; der bei *m'* einwirkende kann zwar bis *c'* geleitet werden, wird aber hier ein Ende finden. Endlich muß die von *s* ausgehende Reflexerregung durch eine bei *s'* einwirkende Reizung gehemmt werden, weil die in *c'* entstehende Molekularbewegung der Hemmung auf die periphere Region sich auszubreiten strebt, wodurch die hier beginnende Erregung ganz oder teilweise aufgehoben wird. Die morphologischen Tatsachen legen hier die Hypothese nahe, daß das als zentrale Region bezeichnete Gebiet mit dem Ursprungsgebiet der Achsenfaser, des Neuriten, in der Ganglienzelle zusammenfalle, während die periphere Region der Ursprungsmasse der Dendriten entsprechen mag, wonach sie also der wirklichen Peripherie der Ganglienzelle angehören, vielleicht aber auch noch in die zentrale Punktsubstanz hineinreichen würde. Doch sind, wie bemerkt, an sich jene physiologischen Unterschiede von solchen Hypothesen über die Nervenzelle und ihre Teile ganz und gar unabhängig[1]. Als unterstützende Momente für

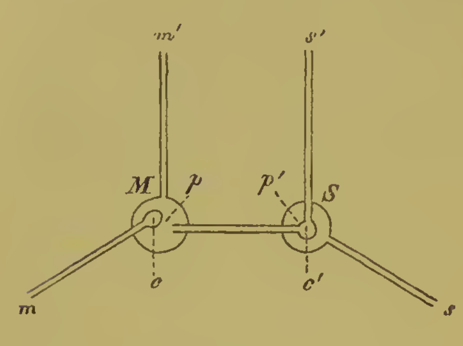


Fig. 34.

[1] Siehe oben Kap. II, S. 69 ff. Ich darf wohl hier darauf hinweisen, daß die obige Theorie der zentralen Leitungsrichtungen auf Grund rein physiologischer Erwägungen aufgestellt worden ist (Untersuchungen zur Mechanik der Nerven, II, 1876, S. 116, lange

die Bedeutung der Nervenzelle für diese Differenzierung der zentralen Funktionen wird man aber immerhin die früher geschilderten Veränderungen ansehen dürfen, die diese Zellen teils infolge der Funktion, teils auch bei allgemeinen Funktions- und Ernährungsstörungen der Zentralorgane erfahren (S. 85). Die funktionelle ist eben sehr wahrscheinlich an die trophische Bedeutung der zentralen Elemente eng gebunden: die Nervenzelle würde nicht funktionelles Zentrum sein können, wenn sie nicht zugleich trophisches Zentrum wäre; gleicherweise sind jedoch die trophischen Vorgänge so unmittelbare Substrate der physiologischen Erregungs- und Hemmungserscheinungen, daß beide kaum an verschiedene zentrale Elemente verteilt sein können.

b. Erregungs- und Hemmungsfunktionen peripherer Zentren.

Die Reizerfolge peripherer Ganglien, wie des Herzens, der Blutgefäße, des Darmes, ordnen sich ungezwungen diesen Gesichtspunkten unter. Ob die Reizung der zu solchen Ganglien tretenden Nerven Erregung oder Hemmung zur Folge hat, wird ebenfalls von ihrer Verbindungsweise mit den Nervenzellen abhängen. Die Hemmungsfasern des Herzens werden also z. B. in der zentralen, die Beschleunigungsfasern in der peripheren Region der Ganglienzellen dieses Organs endigen; verschiedene Apparate für beide Vorgänge anzunehmen, ist nicht erforderlich. Modifiziert wird der Erfolg der Reizung nur dadurch, daß jene Ganglien sich gleichzeitig in einer fortwährenden automatischen Reizung befinden, so daß die von außen herzutretenden Nerven nur regulatorisch auf die Bewegungen wirken. Übrigens zeigen auch hier die Nervenzellen die Eigenschaft der Ansammlung und Summation der Reize. Starke Erregung der Hemmungsnerven des Herzens verursacht zwar nach sehr kurzer Zeit Herzstillstand, bei etwas schwächeren Reizungen tritt aber dieser erst nach mehreren Herzschlägen ein. Noch deutlicher ist dieselbe Erscheinung bei den Beschleunigungsnerven, wo regelmäßig mehrere Sekunden nach Beginn der Reizung verfließen, bis eine Beschleunigung eintritt. Anderseits wirkt aber der Reiz, nachdem er aufgehört hat, immer noch längere Zeit nach, indem das Herz erst allmählich zu seiner früheren Schlagfolge zurückkehrt. Dabei sind die Verhältnisse sichtlich noch darin einigermaßen abweichend von denen der Skelettmuskeln, daß bei jenen dem direkten Willenseinflusse entzogenen Innervationsgebieten in den Muskeln selbst zum Teil, wie es scheint, die zur Erzeugung und Ansammlung erregender und hemmender Wirkungen geeigneten Einrichtungen gegeben sind, so

bevor Ramon y Cajal aus den morphologischen Tatsachen seine Anschauungen über die funktionelle Bedeutung des doppelten Ursprungs der Nervenfasern entwickelte. (Vgl. dazu auch S. 79.)

daß hier die Muskelsubstanz bis zu einem gewissen Grade die sonst der peripheren und zentralen Nervenmasse zukommenden Eigenschaften annimmt[1], — ein Verhältnis, das man in Anbetracht der sonstigen nahen Beziehungen der nervösen und der kontraktilen Substanz vielleicht nur als eine durch die periphere Verselbständigung der Organe entstandene Steigerung von Eigenschaften auffassen darf, die dem Muskelgewebe überall zukommen. Eine solche myogene Quelle der Herzbewegungen ist aber an sich nicht unvereinbar mit der Annahme, daß die Ganglienzellen die Hauptstätten der rhythmischen Herzerregungen seien, da, wie schon das Verhalten der Muskeln den allgemeinen Nervenreizen, besonders dem galvanischen Strom gegenüber annehmen läßt, die kontraktile Substanz überhaupt der Nervensubstanz in ihren Eigenschaften verwandt ist, wie denn ja auch anatomisch die Endfibrillen der Nerven unmittelbar in die Muskelelemente überzugehen scheinen. Nicht minder fällt wohl ins Gewicht, daß, wenn auch Nerv und Muskel keineswegs die einzigen Gewebe sind, in denen durch die stattfindenden chemischen Zersetzungen elektrische Kräfte frei werden, sie doch in der Intensität dieser Wirkungen einander nahe stehen und alle andern Gewebe übertreffen, was wohl mit den starken chemischen Arbeitsleistungen in ihnen zusammenhängt[2].

c. Zentrale Übungsvorgänge.

Auch das schon bei der peripheren Nervensubstanz nachzuweisende Elementarphänomen der Übung (S. 112) gewinnt nun, mit den durch das erwähnte Fortpflanzungsgesetz der Molekularvorgänge bedingten Modifikationen, seine Geltung für die zentrale Substanz. Die komplexen Wirkungen jenes Phänomens treten uns hier einerseits in der Tatsache entgegen, daß kombinierte Bewegungen, deren erste Ausführung schwierig und nur unter steter Kontrolle des Willens möglich war, allmählich immer leichter und zuletzt vollkommen unwillkürlich ausgeführt werden; anderseits machen sie sich darin geltend, daß sich funktionelle Störungen, die durch die Vernichtung zentraler Elemente herbeigeführt werden, allmählich ausgleichen können, ohne daß diese Elemente selbst restituiert werden. Verrät sich in der ersten dieser Erscheinungen eine zunehmende Erleichterung der Erregungsvorgänge infolge ihrer häufigen Wiederholung, so legt die zweite die Annahme nahe, daß unter geeigneten Bedingungen die Reizung innerhalb der zentralen Substanz neue Bahnen einschlagen kann. Diesen letzteren Übungserfolg kann man daher auch, um ihn von der direkten

[1] Th. W. Engelmann, Pflügers Archiv f. Physiologie, Bd. 56, 1894, S. 194 ff.

[2] Über das Verhältnis der »myogenen« Hypothese zur »Ganglienzellenhypothese« der Herzinnervation vgl. übrigens O. Langendorff, Ergebnisse der Physiologie, I, 1902, S. 325 ff. und IV, 1905, S. 767 ff.

Übung durch Funktionswiederholung zu unterscheiden, als Bahnung bezeichnen[1]. Danach beweisen diese Erscheinungen erstens, daß, wenn ein Erregungsvorgang durch eine Ganglienzelle in bestimmter Richtung häufig geleitet wird, hierdurch diese Richtung auch bei künftigen Reizungen, welche die nämliche Zelle treffen, vorzugsweise zur Leitung disponiert wird; und sie fordern zweitens, daß die Leitungsvorgänge in der zentralen Substanz überhaupt nicht in feste Grenzen eingeschlossen sind, und daß daher Elemente, in denen zuvor die Erregungen gegenüber den gleichzeitig stattfindenden Hemmungen verschwanden, unter den durch den Hinwegfall der seitherigen Leitungswege eintretenden neuen Übungsbedingungen neue funktionelle Verbindungen eingehen können. In die Ausdrücke der oben entwickelten Hypothese übersetzt würde dies bedeuten, daß die oft wiederholte Leitung in einer bestimmten Richtung auf dem der letzteren entsprechenden Weg mehr und mehr der zentralen Substanz die der peripheren Region eigentümliche Beschaffenheit verleiht. Eine derartige Umwandlung steht aber in der Tat durchaus im Einklang mit den allgemeinen Gesetzen der Reizung. Schon im peripheren Nerven nehmen ja, wenn ihn ein Reiz wiederholt trifft, die hemmenden Kräfte immer mehr ab: zunächst, so lange die Leistungsfähigkeit nicht erschöpft wird, steigt daher die Reizbarkeit bei oft wiederholter Reizung. Die letztere führt also allgemein eine Veränderung der Nervensubstanz mit sich, wobei diese die Eigenschaft einbüßt, die mit der Restitution der inneren Kräfte verbundene hemmende Wirkung auszuüben. Hierin findet das Prinzip der Übung seine nähere Erläuterung für die zentralen Funktionen, indem es sich zugleich in zwei für das Verständnis dieser Funktionen im einzelnen wichtige und sich wechselseitig ergänzende Prinzipien spezialisiert: in das Prinzip der Lokalisation und in das der vikariierenden Funktion. Beide werden uns bei der Betrachtung der Funktionen der Zentralorgane des Nervensystems als unentbehrliche Hilfsmittel für die Interpretation der Erscheinungen wieder begegnen.

d. Verhältnis der Nervenprozesse zu den psychischen Vorgängen.

Noch ein allgemeineres, nicht bloß für die physiologische, sondern auch für die psychologische Seite der Lebensvorgänge wegweisendes Ergebnis läßt sich aber diesen Betrachtungen entnehmen. Wir haben zum Maße der Wirkungen, welche die Nervensubstanz in sich erzeugen und auf andere, ihr in gewissen allgemeinen Eigenschaften gleichartige Ele-

[1] Ich übernehme hier diesen zuerst von S. Exner (Entwurf einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen, I, 1894, S. 76) vorgeschlagenen sehr zweckmäßigen Ausdruck, ohne mich damit den sonstigen von diesem Autor aufgestellten Anschauungen und Hypothesen anzuschließen.

mente des Körpers übertragen kann, die Wirkungen auf den Muskel genommen, teils weil sie der Beobachtung am leichtesten zugänglich, teils weil sie am unzweideutigsten allgemeingültigen Maßbeziehungen zu unterwerfen sind. Nun muß aber selbstverständlich vorausgesetzt werden, daß für die Übertragung der nervösen Molekularvorgänge auf die kontraktile Substanz keine anderen Gesetze gelten können, als sie bei der Übertragung auf andere, in ihren Eigenschaften den nervösen Elementen verwandte Substanzen, vornehmlich also auch auf die für die psychische Seite der Lebensvorgänge besonders bedeutsamen Elemente der Sinnesorgane maßgebend sind. In den Sinneszellen und in den mit ihnen zusammenhängenden peripheren und zentralen Teilen des Nervensystems wird also irgend ein von außen einwirkender oder ein innerhalb des Systems selbst entstehender Reiz immer nur jene den allgemeinen Gesichtspunkten des Energieprinzipes leicht zu unterstellenden Formen positiver und negativer Molekulararbeit hervorbringen, deren allgemeinste Beziehungen wir an den sich uns im Muskelsysteme darbietenden Symptomen zu erforschen suchten. Solche Formen der Molekulararbeit können sich in der Schließung und Lösung chemischer Verbindungen, in dem Freiwerden und in der Bindung von Wärme, in der Vermehrung oder Verminderung mechanischer Leistungen zu erkennen geben. Immer aber bleiben die so analysierten Vorgänge physikalisch-chemische Prozesse. Nie ist es möglich, auf den Wegen einer Molekularmechanik zu irgendwelchen psychischen Qualitäten oder Prozessen zu gelangen. Daß diese, wie uns die Erfahrung lehrt, die Molekularvorgänge innerhalb unseres Nervensystems begleiten können, ist daher eine Tatsache, die gänzlich außerhalb der Grenzen einer Molekularmechanik der Nervensubstanz und demnach auch außerhalb der Grenzen der streng physiologischen Betrachtung liegt. Sie würde nur dann in diese hineinfallen, wenn sich die psychischen Vorgänge selbst irgendwie als Molekularvorgänge, das heißt in letzter Instanz als Bewegungsvorgänge oder als physische Energien deuten ließen. Der Versuch solches zu tun scheitert aber sofort unter jedem Gesichtspunkte, unter dem man ihn etwa in Angriff nehmen möchte: die psychischen Vorgänge fügen sich keinem unserer physischen Maße der Energie, und die physischen Molekularvorgänge erweisen sich, soweit wir sie immer verfolgen mögen, als mannigfach ineinander, aber nirgends direkt in psychische Qualitäten übergehende Prozesse. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß psychische Vorgänge regelmäßig von einem physischen Kräftewechsel begleitet sind, der als solcher zugleich einen Gegenstand der Molekularmechanik des Nervensystems ausmacht, und daß demnach ebenso psychische Symptome als Hinweise auf bestimmte physiologische Molekularvorgänge, wie unter Umständen umgekehrt die

letzteren, wo sie uns etwa einmal zuerst näher bekannt sein sollten, als Hinweise auf psychische Verhältnisse benützt werden können. Aber solche Beziehungen sind vollkommen damit vereinbar, daß jedes dieser Gebiete selbständig für sich besteht, insofern es in keiner Weise jemals auf das andere zurückgeführt werden kann. In der Tat vermögen wir ebensowenig die Mechanik der Nervensubstanz aus den Verbindungen und Beziehungen unserer Empfindungen und Gefühle, wie umgekehrt die letzteren aus jener abzuleiten. Damit ist von vornherein auch den folgenden Betrachtungen ihr Weg vorgezeichnet. Die Untersuchung der körperlichen Grundlagen des Seelenlebens wird uns zunächst als ein physiologisches Problem zu beschäftigen haben, das im wesentlichen nur die in der allgemeinen Mechanik der Nervensubstanz gefundenen Prinzipien auf die komplexen Verbindungen anzuwenden hat, in denen uns die Nervenelemente im Nervensystem der Tiere und vor allen des Menschen entgegentreten. Dem Psychologischen wird dabei überall bloß eine symptomatische Bedeutung in dem obigen Sinne einzuräumen sein, abgesehen von den Punkten, wo die kritische Erörterung gewisser innerhalb der Nervenphysiologie entstandener Hypothesen von psychologischem Charakter eine Prüfung der Frage verlangt, inwiefern solche Hypothesen in den physiologischen Tatsachen selbst eine berechtigte Grundlage haben. Die allgemeine Frage aber, welcher Art jene Beziehungen sind, die die Mechanik der Nervensubstanz und ihrer komplexen Wirkungen im Nervensystem auf der einen und die psychischen Lebensvorgänge auf der andern Seite miteinander verbinden, diese Frage wird als eine solche, die eine Analyse beider Tatsachengebiete voraussetzt, naturgemäß erst am Schlusse dieses Werkes zur Untersuchung kommen.

Die Versuche, eine allgemeine Theorie der zentralen Funktionen zu gewinnen, sind zumeist von den morphologischen Tatsachen einerseits, und von physikalischen, namentlich elektrischen Analogien anderseits ausgegangen. Unter den letzteren hat lange Zeit besonders die Vergleichung der Nervenfasern mit Leitungsdrähten eine verhängnisvolle Rolle gespielt, indem sie den Glauben an die völlige physiologische Indifferenz der Nerven befestigte und mit dazu beitrug, daß man sich bei dem nichtssagenden Begriff der »spezifischen Energie« der verschiedenen zentralen Organe oder Zellengebiete beruhigte. Zum Teil hat gerade in der Physiologie der Nervenzentren dieser letztere Begriff seine bedenkliche Rolle noch immer nicht ausgespielt, und er hat hier seine wunderlichsten, stark an die Irrgärten des einstigen phrenologischen Aberglaubens erinnernden Blüten getrieben, wie wir bei den Funktionen der einzelnen Zentralgebiete noch sehen werden [1]. Eine wissenschaftlichere Richtung begannen diese Versuche erst zu nehmen, als man auf die Natur der chemischen Pro-

[1] Vgl. unten besonders Kap. VI, 6. Zur Geschichte der Theorie der neueren, hauptsächlich an die Analyse der Reflexe sich anlehnenden Theorien siehe die Übersicht von A. BETHE, Die Theorie der Zentrenfunktion, Ergebnisse der Physiologie, V, 1906, S. 250ff.

zesse zurückzugehen begann, die den Stoff- und Kräftewechsel der lebenden Gewebe überhaupt und insbesondere auch den der nervösen Elemente unterhalten. Hier suchte man auf zwei Wegen den zentralen Innervationserscheinungen ein allgemeineres Verständnis abzugewinnen. Auf der einen Seite legte PFLÜGER die Vorgänge des respiratorischen Gaswechsels zugrunde, wie sie zunächst in ihren Rückwirkungen auf die Atmungsinnervation, dann aber auch in ihrem allgemeineren Einfluß auf die Lebensvorgänge sich äußern. Da die Übersättigung des Blutes mit Sauerstoff Stillstand der Respiration bewirkt, Sauerstoffmangel dagegen Atmungsbewegungen auslöst, und da außerdem die Temperatur die Energie des Sauerstoffumsatzes entscheidend beeinflußt, so erblickte er in diesen beiden Momenten, in dem Mengeverhältnis der Respirationsgase im Blute, besonders des Sauerstoffs, neben dem die Kohlensäure mehr eine nur indirekte Bedeutung hat, und in der durch Temperatur und sonstige äußere Bedingungen vorhandenen Beschränkung oder Steigerung der Sauerstoffzehrung die Haupttriebkräfte, auf die er besonders den rhythmischen Funktionswechsel in den Zuständen des Schlafes und des Wachens zurückführte. Nebenbei legte aber schon PFLÜGER Wert darauf, daß die Verbrennungsprozesse bei den Arbeitsleistungen der Tiere plötzlich, explosionsartig, also unter großem Verbrauch latenter chemischer Energie erfolgten, während in der Ruhe dieselben Vorgänge außerordentlich langsam verlaufen[1]. Obgleich nun diese Ergebnisse von den verschiedensten Seiten durch Versuche über den Einfluß des Sauerstoffs und Sauerstoffmangels auf die Reflexerregbarkeit sowie direkt durch Beobachtungen über die stark reduzierende Wirkung, welche die zentrale Substanz auf sauerstoffhaltige Verbindungen, z. B. auf das durch diese Reaktion sich entfärbende Methylenblau ausübt, bestätigt wurden[2], so waren doch diese Ergebnisse über die Respirationsbedürfnisse des Nervengewebes und ihren Zusammenhang mit der Funktion allzu allgemeiner Art, als daß sich daraus genauere Vorstellungen über das Wesen der zentralen Vorgänge hätten entwickeln lassen. Anderseits boten die nervösen Prozesse besonders in ihren peripheren Äußerungen in Sinnesorganen und Muskeln Erscheinungen von ebenfalls gegensätzlicher Natur dar, die eine Beziehung zu den Respirationsgasen nicht erkennen ließen: so den Wechsel zwischen Aktion und Stillstand am Herzen sowie an der Darm- und Blutgefäßmuskulatur oder gar, wenn man weitergehen wollte, bei gewissen Empfindungsqualitäten, wie Kalt und Warm, Weiß und Schwarz u. dergl. Derartige Erwägungen waren es wohl, die E. HERING zu einer allgemeineren, auf die Richtung der Stoffwechselvorgänge überhaupt gegründeten Hypothese führten. Wie auch im einzelnen diese uns ja ohnehin großenteils noch unbekannten Vorgänge beschaffen sein mögen, eins ist zweifellos: Aufbau der Gewebe durch Aneignung aus den Nährstoffen und Abbau durch Zersetzung und Verbrauch oder »Assimilation« und »Dissimilation« sind die beiden Gegensätze, zwischen denen sie sich bewegen. Hier war das Wort »Dissimilation« ohne Zweifel eine glückliche neue Wortbildung, um zu dem längst eingebürgerten Begriff der Assimilation das erforderliche Komplement zu bilden[3]. HERING selbst hat

[1] PFLÜGER, in seinem Archiv, Bd. 10, 1876, S. 251, 468 ff.

[2] Über den Einfluß des Sauerstoffs auf die Reflexerregbarkeit vgl. A. BETHE, Festschrift für J. ROSENTHAL, 1906, S. 231 ff.

[3] HERING, Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz, Lotos, Bd. 9, 1898, S. 35 ff.

von diesen Begriffen hauptsächlich in der Theorie der Sinnesempfindungen Gebrauch gemacht, wo wir noch darauf zurückkommen werden[1]. Auf die zentralen Prozesse hat dann namentlich M. VERWORN die gleichen Gesichtspunkte angewandt. Er nimmt an, daß die Erregung durch Dissimilationsprodukte erfolge, daß aber eine übermäßige Anhäufung dieser Produkte lähmend einwirke. Die Assimilation dagegen soll nur indirekt, indem sie neue dissimilatorische Prozesse möglich mache, einen Einfluß ausüben. Diese Theorie gründet sich hauptsächlich auf die teilweise Wiederherstellung der Erregbarkeit des Rückenmarks nach einem erschöpfenden Strychnintetanus, wenn mittels der Durchspülung der Blutgefäße die Zersetzungsprodukte mutmaßlich entfernt werden. Sie gibt aber wohl über den Wechsel zwischen Ermüdung und Erholung einigermaßen Rechenschaft, die sonstigen Erscheinungen, insbesondere die Wechselbeziehungen zwischen Erregung und Hemmung, die wir oben als eine sehr bedeutsame Seite namentlich der zentralen Innervationsvorgänge kennen lernten, lassen sich jedoch aus diesen Vorstellungen kaum ableiten[2]. Man darf dies wohl dem Umstande zuschreiben, daß die Begriffe der Assimilation und Dissimilation überhaupt zu unbestimmt sind, um aus der Sphäre der ungefähr das nämliche ausdrückenden Begriffe der Erholung und der Ermüdung hinauszuführen, so daß also gerade das Problem, das über die Eigenart der zentralen Innervationsvorgänge am meisten Licht zu verbreiten scheint, das der Wechselwirkungen verschiedener Erregungen, aus denen je nach den obwaltenden Bedingungen entweder Erregungs- oder Hemmungserscheinungen hervorgehen können, unerledigt bleibt. Abgesehen von dieser Unbestimmtheit kommt aber außerdem in Betracht, daß es im Hinblick auf die ungeheure Verwicklung der chemischen Prozesse im Nervensystem sehr unsicher ist, ob überhaupt jene zunächst den Erscheinungen des Aufbaus und des Zerfalls der Gewebe entnommenen Kontrastbegriffe in irgend einem eindeutigen Verhältnis zu den physiologischen Lebensäußerungen, wie wir sie durch die Reizversuche ermitteln können, stehen. Es ist ebenso gut möglich, daß sich die Assimilation des Nervengewebes mit Erregungs- wie mit Hemmungserscheinungen verbindet, oder daß die Dissimilation, unter der man sich zunächst wohl Spaltungsprozesse zu denken hat, erregende wie lähmende Spaltungsprodukte erzeugt. Auf der andern Seite scheint alles darauf hinzuweisen, daß die Wirkung eines Reizes in erster Linie von dem Ort dieser Wirkung sowie davon abhängt, wo und wie er vermöge seiner örtlichen Einwirkung mit andern Reizungsvorgängen zusammentrifft.

Alle diese Erwägungen zeigen, daß es heute und wahrscheinlich noch auf lange Zeit verfrüht ist, Spekulationen über die Innervation überhaupt auf die chemischen Vorgänge in der Nervensubstanz gründen zu wollen. Damit ist dann zugleich der Übergang zu der zweiten Gattung hier möglicher Theorien geboten, die wir kurz die *mechanisch-energetischen* nennen können, weil sie nur die allgemeinen Begriffe des Energiewechsels zugrunde legen, dabei aber so weit wie immer möglich auf mechanische Anschauungen zurückgehen. Dazu tritt dann zunächst nur die allerdings auch durch die chemischen Eigenschaften der Nervensubstanz nahegelegte Voraussetzung, daß diese Substanz eine im Verhältnis zu dem bei den meisten

[1] Vgl. Abschn. II, Kap. X.

[2] Vgl. M. VERWORN, Archiv für Physiologie, 1900, S. 385 ff. und Suppl. S. 105 ff.

Erregungsvorgängen stattfindenden Verbrauch unerschöpfliche Menge latenter Energie in sich birgt, und daß die aus Anlaß äußerer Reize in ihr sich abspielenden Vorgänge durchweg den Charakter von Auslösungen an sich tragen, bei denen die entwickelte Energie zu der auslösenden Kraft um so weniger in einem direkten Verhältnis zu stehen braucht, als die zuerst ausgelösten Prozesse stets weitere Auslösungen im Gefolge haben, also kettenartig sich aneinanderreihen. Auf der Grundlage dieser Voraussetzungen ergeben sich nun die beiden oben eingehend begründeten Sätze: 1) jeder auf die Nervensubstanz geschehende Reizanstoß regt in ihr zweierlei Prozesse an, die wir physikalisch als Auslösung und als Bindung aktueller Energie, physiologisch als Erregung und Hemmung bezeichnen können, 2) in dieser Reaktion unterscheiden sich periphere und zentrale Nervensubstanz nur dem Grade nach voneinander, indem in der letzteren die hemmenden wie die erregenden Prozesse mächtiger sind, und indem außerdem hier zugleich eine örtliche Differenzierung beider entgegengesetzter Wirkungen eintritt. Diese unmittelbar dem Studium des einfachen Erregungsverlaufs wie der Interferenz von Erregungen verschiedenen Ursprungs entnommenen Tatsachen sind in der obigen Theorie zum Ausdruck gebracht, ohne weitere Hypothesen über die Natur der erregenden und hemmenden Kräfte oder auch über ihre morphologischen Substrate zu Hilfe zu nehmen. Von den verschiedenen Bestandteilen, die diese Theorie enthält, hat im allgemeinen die aus den Verhältnissen des Erregungsverlaufs gefolgerte untrennbare Verbindung von Erregungs- und Hemmungsvorgängen und die damit eng zusammenhängende Annahme einer fundamentalen funktionellen Übereinstimmung der peripheren und der zentralen Nervensubstanz bis jetzt wenig Beachtung gefunden, obgleich schon Goltz bei seinen Studien über die Reflexhemmungen und in den später unter seiner Leitung ausgeführten Versuchen dieser Anschauung nahe gekommen war[1]. Um so mehr hat das, was ich als die Hemmung durch »Interferenz« der Reizungen bezeichnet habe (wobei übrigens selbstverständlich an keine Analogie mit den bekannten physikalischen Interferenzerscheinungen gedacht werden sollte), mannigfache Erweiterungen gefunden. Dahin gehört namentlich der von H. E. Hering und Sherrington gebrachte Hinweis auf die in manchen Fällen mit dem hemmenden Einfluß auf eine Bewegung verbundene Erregung einer antagonistischen Wirkung. Diese für die mechanische Teleologie der willkürlichen Bewegungen außerordentlich wichtige, aber allerdings keineswegs alle Hemmungserscheinungen umfassende Koordination hat H. E. Hering zu der Hypothese geführt, Erregung und Hemmung entsprängen überhaupt beide aus Erregungsvorgängen, die, an verschiedenen Orten entstanden, an einem dritten Ort in Kollision gerieten, so daß dieser Kollisionsort als das eigentliche Hemmungszentrum, die Hemmung selbst aber immer nur als ein aus zwei Erregungen resultierender Prozeß anzusehen wäre[2]. Von ähnlichen Betrachtungen ausgehend hat Sherrington die Hemmungen einerseits mit der Neuronenhypothese, anderseits mit der Beobachtung in Beziehung gebracht, daß die Erregungsleitung auch beim Übergang von Nerv auf Muskel oder auf andere periphere Organe Widerstände erfahre. Nehme man daher an, jedes

[1] Goltz, Beiträge zur Lehre von der Funktion der Nervenzentren des Frosches. 1869. Freusberg, Pflügers Archiv, Bd. 10, 1875, S. 171 ff.

[2] H. E. Hering, Ergebnisse der Physiologie, I, 1902, S. 530.

Neuronengebiet sei gegen seine Nachbarn durch eine außerhalb der Nervenzellen gelegene Zone abgegrenzt, die der Erregungsleitung einen Widerstand entgegensetze, so lasse sich dadurch über die Entstehung von Hemmungserscheinungen im allgemeinen Rechenschaft geben [1]. Beide Theorien scheinen mir jedoch allzu ausschließlich die durch Interferenz zweier Erregungen, wie sie besonders bei der Hemmung antagonistischer Skelettmuskeln zu beobachten ist, als Prototyp aller Hemmungserscheinungen zu betrachten. Denn diese mit gleichzeitiger antagonistischer Erregung verbundene Hemmung ist eigentlich nur ein Spezialfall, dem schon bei den zentralen Hemmungserscheinungen Fälle gegenüberstehen, die wir nicht auf solche Verhältnisse zurückführen können, wie z. B. die verstärkte oder verminderte Hemmung durch gewisse Gifte, durch Kälte und Wärme usw., Fälle, in denen sich das im Grunde in jeden Erregungsverlauf hereinspielende Zusammenwirken erregender und hemmender Kräfte regelmäßig auch im Verlauf der ausgelösten Muskelzuckungen zu erkennen gibt. Damit ist dann zugleich die Übertragung dieser Korrelation erregender und hemmender Kräfte auf die periphere Nervensubstanz geboten, wo sie sich z. B. in so charakteristischer Weise in den oben geschilderten vorübergehenden Hemmungen nach dem Verlauf der Zuckung zu erkennen gibt (S. 109).

Bei der Würdigung dieser verschiedenen Versuche, über den Zusammenhang der zentralen Innervationsvorgänge Rechenschaft zu geben, darf man schließlich wohl auch die Gesichtspunkte nicht übersehen, die dasjenige Innervationsgebiet an die Hand gibt, in welchem der Antagonismus von Erregung und Hemmung zum erstenmal durch die berühmten Versuche der Brüder Weber nachgewiesen wurde: die Herzinnervation. Hier schien durch die hemmende Vagus- und die erregende Akzeleranswirkung die Annahme einer Verteilung beider Vorgänge an verschiedene zentrale und periphere Gebiete so naheliegend, daß man es beinahe für selbstverständlich ansah, auch im Herzen selbst müßten diese antagonistischen Wirkungen an räumlich getrennte Ganglien verteilt sein. Zunächst schienen in der Tat Versuche über Trennung der einzelnen Abteilungen des Herzens voneinander diese Voraussage zu bestätigen [2]. Diese Annahme mußte aber Schritt für Schritt bei der weiteren Fortführung der Untersuchungen aufgegeben werden, um beide Wirkungen weder in spezifische Eigenschaften der Nerven noch aber auch in solche der einzelnen im Herzen liegenden Zentren, sondern mit der größten Wahrscheinlichkeit in Wechselwirkungen zu verlegen, die in den nämlichen nervösen Elementen bald erregende, bald hemmende Vorgänge verstärken, wobei diese Gegenwirkungen selbst immer nebeneinander bestehen. Damit erscheinen dann auch die Verhältnisse dieser peripheren Zentren durchaus mit den schon in den Nerven selbst stattfindenden, im Zuckungsverlauf und seinen unter verschiedenen Bedingungen eintretenden Änderungen sich ausprägenden Erscheinungen im Einklang zu stehen.

[1] Sherrington, Ergebnisse der Physiologie, IV, 1905, S. 807 ff.

[2] Vgl. die Übersicht über die ältere Geschichte dieser Theorien und ihrer experimentellen Unterlagen in meinem Lehrbuch der Physiologie, 1878, S. 334 ff. Über die neuere Literatur Tigerstedt, Lehrbuch der Physiologie, 1893, S. 228 ff. und O. Langendorff, Ergebnisse der Physiologie, I, 1902, S. 263 ff.

Viertes Kapitel.

Formentwicklung der Zentralorgane.

1. Allgemeine Übersicht.

a. Aufgabe der folgenden Darstellung.

Die an die Konstitution der Nervensubstanz gebundenen Lebensäußerungen, die das vorige Kapitel in ihren elementaren Erscheinungen zu analysieren suchte, finden sich vermöge der Verbindung der Elementarteile überall im Tierreich, wo in diesem überhaupt ein Nervensystem zur Ausbildung gelangt ist, zu mehr oder weniger komplexen Leistungen vereinigt, die wir meist nur ihrer allgemeinen Richtung nach auf jene relativ einfachen Bedingungen zurückführen können, die uns die an einzelnen isolierten Gebilden gewonnene Mechanik der Nervensubstanz an die Hand gibt. Dennoch wird es, je verwickelter und schwieriger hier die Aufgabe wird, um so mehr nötig, die allgemeinen Gesichtspunkte nicht aus den Augen zu verlieren, die sich aus dem Studium der einfachen Nervenprozesse ergeben, wenn nicht von vornherein die Analyse der zusammengesetzten Funktionen auf Irrwege geleitet werden soll. Vor allem bei der Betrachtung derjenigen Entwicklungsformen des Nervensystems, die uns wegen ihrer Bedeutung für die Psychologie im folgenden vorzugsweise beschäftigen sollen, bei den Nervenzentren der höheren Wirbeltiere und des Menschen, hat man sich der unabsehbar verwickelten Bedingungen zu erinnern, die hier den Wirkungen der elementaren Nervenkräfte durch die Verbindungen der Elementarteile gestellt sind. Die Physiologie des Nervensystems wird daher um so eher imstande sein, auch der Psychologie Dienste zu leisten, je mehr sie der Regel eingedenk bleibt, daß die Eigenschaften zusammengesetzter Organe immer nur insoweit dem Verständnisse zugänglich gemacht werden können, als es gelingt, sie wenigstens nach den allgemeinen Gesichtspunkten, nach denen sie beurteilt werden, auf die Eigenschaften ihrer Elemente zurückzuführen. Die Vernachlässigung dieser eigentlich selbstverständlichen Regel, im Verein mit der Anwendung einer beliebigen Vulgärpsychologie, die sich die Anatomen und Physiologen gelegentlich für ihren Spezialgebrauch zurechtlegen, hat es von den Tagen der Phrenologie GALLs an bis in unsere Tage herab so gefügt, daß die großen Fortschritte, die man in der Erkenntnis der Strukturformen des Nervensystems und der komplexen physiologischen Funktionen desselben machte, Fortschritte, um die sich nach der anatomischen Seite GALL

selbst bereits Verdienste erworben hat, für die Erkenntnis der Beziehungen des Nervensystems zu den psychischen Lebensvorgängen zum Teil fruchtlos geblieben sind und in manchen Fällen sogar mehr verwirrend als fördernd gewirkt haben.

Nun setzt die Untersuchung der körperlichen Grundlagen des Seelenlebens selbstverständlich zunächst, und ehe sie sich der eigentlich physiologischen Seite ihrer Aufgabe zuwendet, eine zureichende Einsicht in die morphologischen Verhältnisse der Organe voraus. Dies um so mehr, als, abgesehen von den in die allgemeine Mechanik der Nervensubstanz fallenden Versuchen an möglichst aus ihren Verbindungen isolierten Elementen, das physiologische Experiment und die dasselbe nach gewissen Richtungen ergänzende pathologische Beobachtung an diese Verhältnisse gebunden bleiben, wobei sie dann freilich zugleich in Anbetracht der ungeheuren Verwicklung der Strukturen verhältnismäßig rohe Hilfsmittel sind: eine Schranke, deren man bei der Beurteilung solcher Versuche und Beobachtungen stets eingedenk bleiben sollte. Indem daher die folgende Darstellung zunächst ein allgemeines Strukturbild des zentralen Nervensystems zu entwerfen versucht, kann sie natürlich den Anatomen und Physiologen, denen diese Dinge geläufig sind, nichts neues bringen wollen; und sie wird sich deshalb vielfach auch der Erwähnung spezieller Punkte, die vorläufig nur von anatomischem Interesse sind, enthalten können. Ihr Zweck ist vor allem, einen für den Psychologen bestimmten und seinen Interessen Rechnung tragenden Abriß der Struktur- und Funktionslehre des Nervensystems zu geben. Sie verbindet aber damit doch auch noch den weiteren Zweck, dem Anatomen und Physiologen selbst die ihm bekannten Struktur- und Funktionsverhältnisse auch einmal in psychologischer Beleuchtung zu bieten. Ganz an einer solchen Beleuchtung pflegt es ja freilich in den anatomischen und physiologischen Darstellungen nicht zu fehlen; im Gegenteil, niemand wird umhin können, den Mut zu bewundern, mit dem sich Anatomen und Physiologen zuweilen auf diesem schwierigen Terrain in ihren psychologischen Hypothesen bewegen. Um so mehr entsteht nun aber doch auch für den Psychologen die Pflicht, die Ergebnisse, die bei der Betrachtung mikroskopischer Strukturbilder oder bei der Beobachtung von Tieren gewonnen sind, die durch Abtragung einzelner Hirnteile irgendwie psychisch geschädigt wurden, vom Standpunkt der wissenschaftlichen Psychologie aus zu erörtern und, von den dem Beobachteten hinzugefügten mehr oder minder zufälligen oder willkürlichen Reflexionen absehend, die Tatsachen selbst auf ihre psychologische Bedeutung zu prüfen. Für die Zwecke einer solchen, speziell dem psychologischen Bedürfnis dienenden Übersicht muß selbstverständlich eine eingehende Schilderung der topo-

graphischen Verhältnisse des Gehirnbaues, wie sie für den Anatomen und Pathologen erfordert wird, zurücktreten, wogegen hier vielmehr auf die Strukturzusammenhänge als solche, insbesondere insoweit sie auf funktionelle Zusammenhänge hinweisen, das Hauptgewicht zu legen ist. Diesem Zweck dürfte eine so viel als möglich entwicklungsgeschichtliche Betrachtung, welche die komplexen Verhältnisse der ausgebildeten Organe durch ihre Entstehung aus einfacheren Formen in der Tierreihe und in der individuellen Entwicklung verständlich zu machen sucht, am besten entsprechen. Wir werden uns dabei aber außerdem, nachdem in dem ersten Kapitel das für den vorliegenden Zweck Wesentliche über die allgemeine Differenzierung der Substrate der psychischen Funktionen im Tierreich erwähnt ist, auf die nähere Betrachtung der Formentwicklung der Zentralorgane im Wirbeltierreich beschränken dürfen, wobei wir hier die niederen Entwicklungsformen wiederum hauptsächlich benützen, um das Verständnis der Verhältnisse des menschlichen Gehirnbaues vorzubereiten.

b. Das Medullarrohr und die drei Hauptteile des Gehirns.

Die früheste Entwicklungsstufe des zentralen Nervensystems der Wirbeltiere haben wir bereits in jener ersten Sonderung des Keimes kennen gelernt, die als ein dunkler Streif die Lage des künftigen Rückenmarks und damit zugleich die Körperachse des Organismus bezeichnet (Fig. 8, S. 66). Diese Uranlage des Nervensystems bildet sich weiter aus, indem sich zu beiden Seiten des Primitivstreifs das äußere Blatt der Keimscheibe zu zwei leistenförmigen Erhebungen faltet, die eine Rinne zwischen sich lassen, die Primitivrinne. Sie ist die Anlage des künftigen Rückenmarks. Indem die Seitenteile derselben sich in raschem Wachstum zuerst erheben und dann einander nähern, schließt sich die Rinne zu einem Rohr, dem Medullarrohr, in dessen Höhle aus den ursprünglichen Bildungszellen die Entwicklung des Rückenmarks von statten geht (Fig. 9, S. 66). Das letztere enthält bei allen Wirbeltieren einen seine Längsachse einnehmenden Rest der ursprünglichen Höhle, den Zentralkanal, welcher zunächst von grauer Substanz umgeben ist, die ihrerseits wieder von einer weißen Markhülle bedeckt wird, aus der in fächerförmiger Anordnung die Wurzeln der Rüchenmarksnerven hervortreten.

Die erste Anlage des Gehirns entsteht nun, indem das vordere Ende des Medullarrohrs schneller zu wachsen beginnt, wodurch sich eine blasenförmige Auftreibung desselben, das primitive Hirnbläschen bildet, die sich sehr bald in drei Abteilungen, das vordere, mittlere und hintere Hirnbläschen, gliedert (Fig. 35). Teils die genetischen, teils die späteren funktionellen Beziehungen dieser ursprünglichen Hirnteile

legen den Gedanken nahe, daß, wie die Entwicklung des Gehirns überhaupt, so auch diese Dreiteilung in nächstem Zusammenhang steht mit der Ausbildung der drei vorderen Sinneswerkzeuge: die nervöse Anlage der Geruchsorgane wächst nämlich unmittelbar aus dem vordern Ende der ersten, die der Gehörorgane aus den Seitenteilen der dritten Hirnblase heraus; die Augen entstehen zwar anscheinend als Wachstumsprodukte des Vorderhirns, doch machen es physiologische Tatsachen zweifellos, daß das Mittelhirn die nächsten Ursprungszellen der Sehnerven enthält.



Fig. 35. Embryonalanlage eines Hundeeies n. BISCHOFF. *a* Medullarrohr mit den drei Hirnblasen an seinem vorderen Ende. *a'* Erweiterung des Medullarrohres in der Lendengegend (sinus rhomboidalis). *b* Anlage der Wirbelsäule. *c* Anlage der Körperwand. *d* Trennungsstelle des oberen und mittleren Blattes der Keimblase. *f* das untere Blatt derselben.

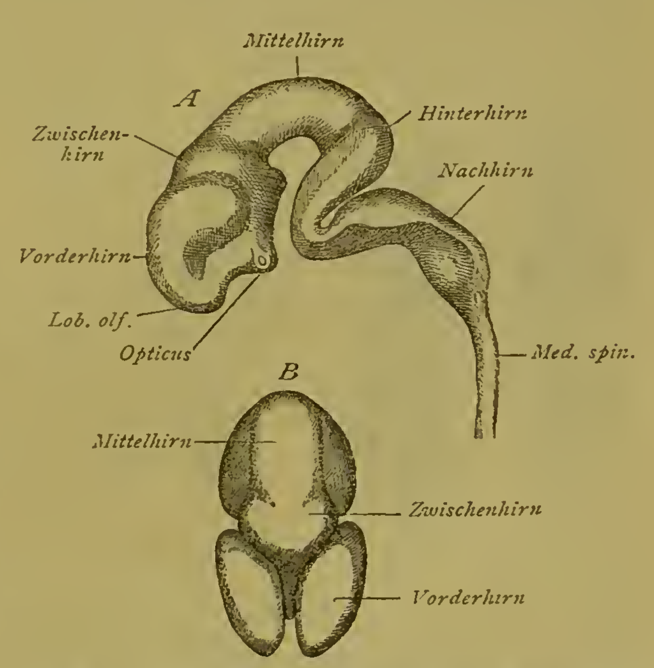


Fig. 36. Gehirn eines 7 Wochen alten menschlichen Embryo, 3mal vergr. *A* seitliche, *B* obere Ansicht. Nach MIHALKOVICS.

Von den drei ursprünglichen Hirnabteilungen erfahren von da an die erste und dritte, das Vorder- und Hinterhirn, die wesentlichsten Veränderungen. Beide zeigen nämlich bald an ihrem vorderen Ende ein gesteigertes Wachstum und gliedern sich hierdurch jedes in ein Haupt- und ein Nebenbläschen. Das frühere Vorderhirn besteht jetzt aus Vorder- und Zwischenhirn, das frühere Hinterhirn aus Hinter- und Nachhirn (Fig. 36). Unter den so entstandenen fünf Hirnabteilungen entspricht das Vorderhirn den künftigen Großhirnhemisphären, das Zwischenhirn wird zu den Sehhügeln (thalami optici), aus dem einfach gebliebenen Mittelhirn entwickeln sich die Vierhügel des Menschen und der Säugetiere, die Zweihügel oder lobi optici der niederen Wirbeltiere, das Hinterhirn wird zum Kleinhirn

(Cerebellum), das Nachhirn zum verlängerten Mark. Vorn ist das Zwischenhirn, hinten das Nachhirn als Stammbläschen zu betrachten, aus welchem dort das Vorderhirn, hier das Hinterhirn als Nebenbläschen hervorgewachsen sind. Die aus den drei Stammbläschen, Nach-, Mittel- und Zwischenhirn, sich entwickelnden Gebilde, also das verlängerte Mark, die Vier- und Sehhügel mit den unter ihnen aus dem Mark aufsteigenden Faserbündeln, nennt man auch noch im ausgebildeten Gehirn den Hirnstamm und stellt ihnen die Gebilde des ersten und des vierten Hirnbläschens, die Großhirnhemisphären und das Cerebellum, als

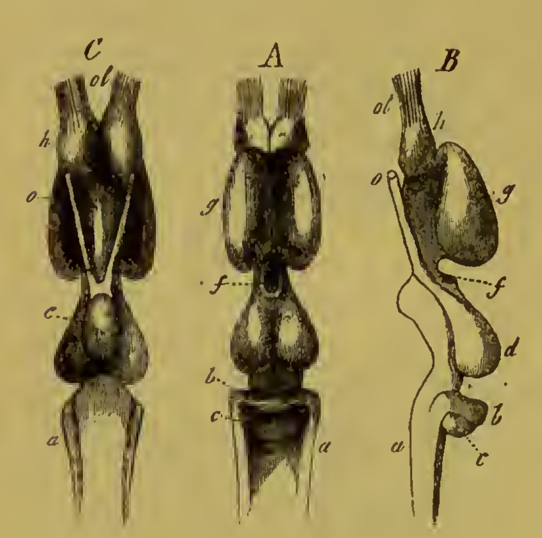


Fig. 37. Gehirn von Polypterus bichir, nach J. MÜLLER. *A* von oben, *B* seitlich, *C* von unten. *h* Riechlappen. *g* Großhirn. *f* Zwischenhirn (thalami). *d* Zweihügel (lobi optici). *bc* Kleinhirn. *a* verl. Mark. *e* Hirnanhang (hypophysis) mit den lobi inferiores. *ol* Nerv. olfactorius. *o* Nerv. opticus.

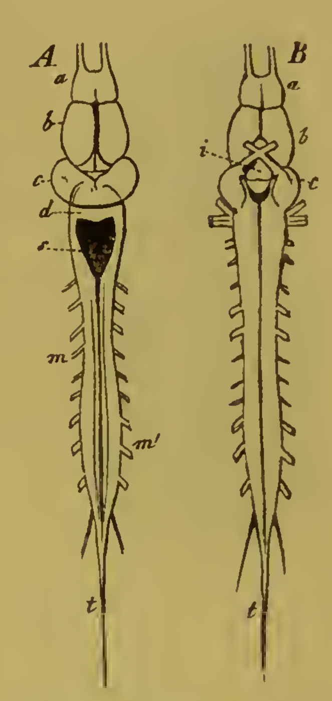


Fig. 38. Gehirn und Rückenmark des Frosches, nach GEGENBAUR. *A* obere, *B* untere Ansicht. *a* Riechlappen. *b* Großhirn. *c* Zweihügel. Zwischen *b* und *c* ist in *A* ein Teil des Zwischenhirns (thalamus) sichtbar. *d* Kleinhirn. *s* Rautengrube (verl. Mark). *i* Hirntrichter (infundibulum); vor demselben die Kreuzung der Sehnerven. *m* Rückenmark. *m'* Lendenanschwellung desselben. *t* Endfaden des Rückenmarks.

Hirnmantel gegenüber, weil diese Teile an den höher organisierten Gehirnen einem Mantel ähnlich den Hirnstamm umhüllen.

Die sämtlichen Hirnbläschen sind, gleich dem Medullarrohr, dessen Erweiterungen sie darstellen, von Anfang an Hohlgebilde, und zwar sind sie zunächst nach außen geschlossen, kommunizieren aber untereinander sowie nach rückwärts mit der Höhle des Medullarrohrs. Mit der Entwicklung der beiden Nebenbläschen aus dem vordern und hintern Stammbläschen ändert sich dies. Nun reißt die Decke der letzteren der Länge nach entzwei. Es entstehen so zwei genau in der Medianlinie gelegene

spaltförmige Öffnungen, eine vordere und eine hintere, durch welche die Höhlen des vordern und des hintern Stammbläschens freigelegt werden. Durch den vorderen Deckenriß wird das Vorderhirn in seine beiden Hemisphären gespalten und das Zwischenhirn nach oben geöffnet, während das in seinem Wachstum zurückbleibende Mittelhirn nur durch eine Längsfurche in zwei Hälften sich scheidet. Der hintere Deckenriß erfolgt an der Stelle, wo das Medullarrohr in das Gehirn übergeht. Das Hinterhirn oder Cerebellum, das unmittelbar vor dieser Stelle hervorwächst, ist anfänglich vollständig in zwei Hälften geschieden, verwächst aber später in seiner Mittellinie. Durch jene beiden Spalten dringen in die Hirnhöhlen Blutgefäße ein, die, indem sie die erforderliche Stoffzufuhr vermitteln, das weitere Wachstum und die gleichzeitige Verdickung der Wandungen durch Ablagerung von Nervensubstanz von innen her möglich machen.

Die bis dahin erreichte Entwicklung entspricht im wesentlichen der bleibenden Organisation des Gehirns der niedersten Wirbeltiere, der Fische und nackten Amphibien (Fig. 37 und 38). Das ursprüngliche Vorderhirnbläschen ist hier meist in zwei fast ganz getrennte Hälften gespalten, die beiden Großhirnhemisphären, die nur noch an einer kleinen Stelle ihres Bodens zusammenhängen. Das vordere Stammbläschen oder Zwischenhirn dagegen ist in zwei paarige Hälften, die Sehhügel oder thalami optici, geschieden, die mit ihrer Basis verwachsen bleiben. Das Hinterhirn oder Cerebellum bildet endlich eine schmale unpaare Leiste, an der jede Spur einer Trennung verschwunden ist; und an dem Nachhirn oder verlängerten Mark hat der hintere Deckenriß eine rautenförmige Vertiefung erzeugt, unter der die Hauptmasse des Organs ebenfalls ungetrennt bleibt.

c. Die Hirnhöhlen und die Differenzierung der Hirnteile.

Mit der Gliederung des Gehirns in seine fünf Abteilungen verändert sich nun zugleich die Form der ursprünglich eine einfache Erweiterung des medullaren Zentralkanals darstellenden Hirnhöhle. Diese trennt sich, entsprechend der Gliederung des Hirnbläschens, zuerst in drei, dann in fünf Abteilungen, und infolge der Spaltung der Hemisphären wird die vorderste derselben noch einmal in zwei symmetrische Hälften, die beiden seitlichen Hirnkammern, geschieden. Gehen wir von den letzteren aus, so hängen demnach die einzelnen Abteilungen der Zentralhöhle in folgender Weise zusammen (Fig. 39). Die seitlichen Hirnkammern (*h*), welche in der Regel vollständig voneinander getrennt sind, münden in die Höhle ihres Stammbläschens, einen zwischen den Sehhügeln gelegenen spaltförmigen Raum (*z*), der durch den vordern Deckenriß nach oben geöffnet ist; er wird, indem man von vorn nach hinten zählt, als der dritte Ventrikel bezeichnet. Dieser führt dann unmittelbar in die Höhle des

Mittelhirns (*m*), die sich bei den Säugetieren außerordentlich verkleinert, so daß sie nur als ein enger, unter den Vierhügeln hinziehender Kanal, die Sylvische Wasserleitung (aquaeductus Sylvii), den dritten Ventrikel mit der Höhle des Nachhirns verbindet. Noch bei den Vögeln hat der Kanal eine größere Ausdehnung, indem er Ausläufer in die beiden, das Mittelhirn bildenden Zweihügel sendet; bei den niederen Wirbeltieren befinden sich in diesem Hügelpaar ziemlich ausgedehnte Hohlräume, die mit der zentralen Höhle kommunizieren. Von den aus dem dritten Hirnbläschen hervorgegangenen Teilen, dem Hinter- und Nachhirn, hat jeder wieder ursprünglich seinen besonderen Hohlraum. Da nun das Hinterhirn oder Cerebellum dem Nachhirn an der Stelle, wo das letztere an das Mittelhirn grenzt, als ein sich nach hinten wölbendes Bläschen aufsitzt, so spaltet sich der Sylvische Kanal an seinem hinteren Ende in zwei Zweige, in einen, der sich nach aufwärts wendet und in die Höhle des Cerebellum führt, und in einen andern, der geraden Weges in die Höhle des Nachhirns, der Medulla oblongata, einmündet (Fig. 40). Letztere

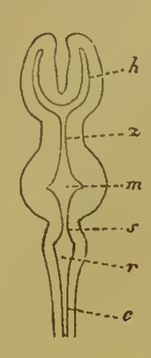
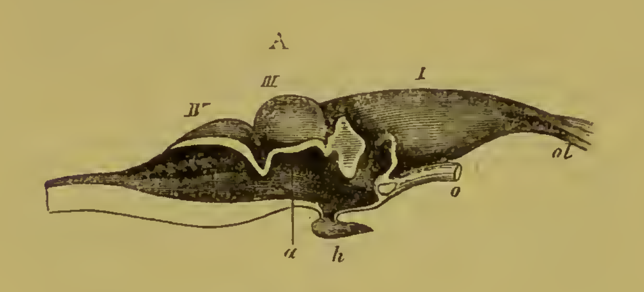


Fig. 39. Horizontaler Längsschnitt durch das Gehirn des Frosches, halb schematisch. *h* seitliche Hirnkammer. *z* Höhle des Zwischenhirns (3. Ventrikel). *m* Höhle des Mittelhirns. *s* Verbindungskanal zwischen 3. und 4. Ventrikel (aquaeductus Sylvii). *r* Rautengrube (4. Ventrikel). *c* Zentralkanal des Rückenmarks.



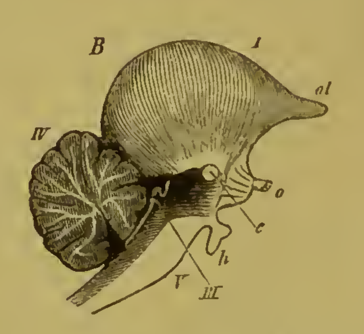


Fig. 40. Gehirn einer Schildkröte (*A*) und eines Vogels (*B*), im senkrechten Medianschnitt, nach Bojanus und Stieda. *I* Hemisphäre. *ol* Olfactorius. *o* Opticus. *c* vordere Kommissur. *III* Zweihügel; in *B* ist nur die beide Zweihügel vereinigende Markplatte sichtbar, die in *A* als *a* bezeichnet ist. *h* Hypophysis. *IV* Kleinhirn. *V* Hinter der vorderen Kommissur liegt der 3. Ventrikel, der unter der Zweihügelplatte in die Sylvische Wasserleitung übergeht; letztere führt an ihrem hinteren Ende nach aufwärts in die Höhle des Cerebellum, nach abwärts in den 4. Ventrikel.

Höhle nennt man, weil sie, wenn die Sylvische Wasserleitung nicht mitgerechnet wird, von vorn nach hinten gezählt der vierte Hohlraum des Gehirns ist, den vierten Ventrikel oder wegen ihrer rautenförmigen Gestalt die Rautengrube (*r* Fig. 39). Der vierte Ventrikel ist nicht mehr

eine Höhle, sondern eine Grube, weil er durch den hintern Deckenriß vollständig freigelegt ist. Wo diese Grube sich an ihrem hintern Ende schließt, da geht sie dann in den Zentralkanal des Rückenmarks über. Bei den Säugetieren verschwindet die Höhle des Cerebellum vollständig durch Ausfüllung des Hinterhirnbläschens mit Markmasse. Hier wird also durch seitliche Hirnkammern, dritten Ventrikel, Sylvische Wasserleitung und vierten Ventrikel das vollständige System der Hirnhöhlen gebildet. Bei den niederen Wirbeltieren kommen hierzu noch die Höhlen der Sehhügel als Erweiterungen des dritten Ventrikels, die Höhlen der Zweihügel oder lobi optici als Ausbuchtungen der Wasserleitung und die Höhle des Cerebellum als Anhang der Rautengrube. Haupt- und Nebenhöhlen sind im allgemeinen bei den niederen Wirbeltierordnungen umfangreicher im Verhältnis zur Hirnmasse, nähern sich demnach mehr einem embryonalen Zustande. Doch zeigen in dieser Beziehung die einzelnen Hirnabteilungen in den verschiedenen Klassen ein abweichendes Verhalten. Bei den Fischen werden die Großhirnhemisphären und das Kleinhirn durch Ausfüllung mit Nervenmasse zu soliden Gebilden, die, weil ihr Wachstum frühe innehält, nur eine geringe Größe erreichen. Bei den Amphibien bleiben die zwei Seitenventrikel bestehen, aber das Cerebellum ist meistens solide. Erst bei den Reptilien und Vögeln erhält auch dieses eine geräumige Höhle, die dann aber bei den Säugetieren wiederum verschwindet. Ebenso schließen sich bei den letzteren die Seitenhöhlen des Mittelhirns, der Vier- oder Zweihügel, die bei allen niederen Wirbeltieren, von den Fischen bis hinauf zu den Vögeln, nicht nur erhalten bleiben, sondern auch auf ihrem Boden graue Erhabenheiten entwickeln (Fig. 41), ähnlich wie solche bei Vögeln und Säugetieren in den Seitenventrikeln des großen Gehirns in Gestalt der sogenannten Streifenhügel vorkommen.

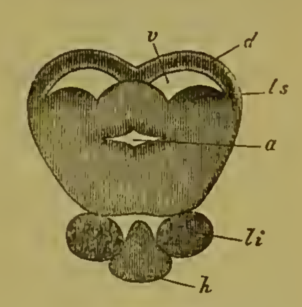


Fig. 41. Querschnitt durch das Gehirn eines Fisches (Gadus lota) in der Region der Zweihügel, vergr. nach STIEDA. *d* Decke der Zweihügel. *v* Höhle derselben. *ts* graue Erhabenheit auf deren Boden (torus semicircularis Halleri). *a* Sylvische Wasserleitung. *li* lobi inferiores. *h* Hirnanhang (hypophysis). Weiter nach vorn münden die Höhlen der Zweihügel und der Sylvische Kanal *a* im 3. Ventrikel zusammen; fernere Ausbuchtungen führen aus dem letzteren in die lobi inferiores.

Im Rückenmark sowohl wie im Gehirn geht die Bildung der Nervenmasse von den Zellen aus, welche die Wandungen der ursprünglichen Hohlräume zusammensetzen. Manche dieser Zellen bewahren den Charakter der Bildungszellen des Bindegewebes und vermitteln so die Ausscheidung der formlosen Zwischensubstanz oder Neuroglia. Andere werden zu Nervenzellen und lassen Ausläufer sprossen. Im Rückenmark strahlen

die Fasern vorwiegend nach der Peripherie aus, so daß die graue Substanz um den Zentralkanal zusammengedrängt und außen von weißer Markmasse überkleidet wird. Im Gehirn bleibt dieses Verhältnis nur in den aus den drei Stammbläschen hervorgegangenen Gehirnteilen im wesentlichen bestehen. An den aus den Nebenbläschen entwickelten Gebilden aber behalten die Nervenzellen ihre wandständige Lage, und die mit ihnen zusammenhängenden Fasern sind gegen den Innenraum der Höhlen gerichtet. Nur im Hirnstamm, also im verlängerten Mark, in den Vier- und Sehhügeln, ist daher ein die Fortsetzungen des zentralen Kanals umgebender grauer Beleg von weißer Markmasse umkleidet, am Hirnmantel dagegen wird das Mark außen von einer grauen Hülle bedeckt. So haben sich zwei Formationen grauer Substanz entwickelt. Die eine, das Höhlengrau, gehört dem Rückenmark und dem Hirnstamm, die andere, das Rindengrau, dem Hirnmantel an. Die erste dieser Formationen erfährt im Gehirn noch weitere Modifikationen. Schon im obersten Teile des Rückenmarks nämlich wird die graue Substanz durch weiße Markmassen unterbrochen, indem einzelne Bündel der Rückenmarksstränge ihre Lagerung an der Peripherie der grauen Substanz nicht mehr regelmäßig innehalten. Im verlängerten Mark häuft sich diese Erscheinung so sehr, daß nur noch ein verhältnismäßig kleiner Teil der grauen Masse als Bodenbeleg der Rautengrube die ursprüngliche Lagerung einhält, der größte Teil aber durch zwischentretende weiße Markfasern in einzelne Nester getrennt ist. Man pflegt solche von Mark umgebene Ansammlungen grauer Substanz graue Kerne zu nennen. Eine wesentliche Modifikation, die das zentrale Grau des Rückenmarks beim Übergang in das Gehirn erfährt, besteht sonach darin, daß sich aus ihm durch den Dazwischentritt weißer Markmassen eine weitere Formation grauer Substanz absondert, die man als Kernformation oder Kerngrau (Gangliengrau) bezeichnet. Die Kernformation liegt in der Mitte zwischen Höhlen- und Rindengrau. Geht man von der Zentralhöhle aus, so trifft man zuerst auf Höhlengrau, hierauf kommt weiße Marksubstanz, dann Kernformation, dann nochmals Mark, und endlich das Grau der Rinde.

Die bisher beschriebene Entwicklung ist bei allen Wirbeltieren zugleich mit Lageänderungen der primitiven Hirnabteilungen gegeneinander verbunden, infolge deren das ganze Gehirn nach vorn geknickt wird und die einzelnen Abteilungen des Stammhirns eine gegeneinander geneigte Stellung annehmen. Diese Knickung, unbedeutend bei den niedersten Klassen, nähert sich bei den höheren Ordnungen der Säugetiere mehr und mehr einer rechtwinkligen Beugung (Fig. 36, S. 151). Außerdem wird die Form des Gehirns dadurch modifiziert, daß einzelne Hirnabteilungen, insbesondere das Vorder- und Hinterhirn, durch ihr be-

trächtliches Wachstum andere verdecken. Der Krümmungen des zentralen Nervensystems kann man hiernach drei unterscheiden, von denen die erste der Übergangsstelle des Rückenmarks in das Gehirn entspricht, die zweite am Hinterhirn, die dritte am Mittelhirn auftritt (Fig. 42). Die Stärke dieser Krümmungen ist vorzugsweise durch das Wachstum des Vorderhirns bedingt, daher mit der Entwicklung desselben die Kopfbeugung ungefähr gleichen Schritt hält[1]. In den Anfängen der Entwicklung liegt das Vorderhirn bei allen Wirbeltieren vor den übrigen Hirnabteilungen, ohne dieselben zu bedecken. In dem Maße nun, als dieser Hirnteil durch sein Wachstum die übrigen überflügelt, muß er, da sich seiner Ausdehnung nach vorn durch die Festheftung des Embryo an der Keimblase immer größere Widerstände entgegensetzen, nach hinten wachsend zunächst das Zwischenhirn, dann auch das Mittelhirn und endlich selbst das Cerebellum überwölben; hierbei folgt er zugleich der Kopfkrümmung, indem er mit seinem hintersten, das Mittel- und Hinterhirn bedeckenden Teile sich umbeugt. Je stärker die Hemisphäre wächst, um so weiter erstreckt sich der umgebogene Teil wieder gegen den Anfangspunkt seines Wachstums zurück, um so mehr nähert sich also der um das Zwischenhirn beschriebene Bogen einem vollständigen Kreise. Auf diese Weise entsteht an der Stelle, wo die Hemisphäre dem Zwischenhirn als ihrem Stammteil aufsitzt, eine Vertiefung, die Sylvische Grube (*S* Fig. 42), die, wenn sich der Bogen, wie es an den entwickeltsten Säugetiergehirnen der Fall ist, nahezu vollständig schließt, zu einer engen und tiefen Spalte wird.

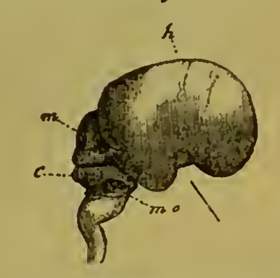


Fig. 42. Gehirn eines dreimonatlichen menschlichen Embryo von der Seite, nach KÖLLIKER. *h* Hemisphäre. *m* Mittelhirn (Vierhügel). *c* Cerebellum. *mo* verl. Mark. *S* Sylvische Grube.

Die Umwachsung des Hirnstamms durch das Vorderhirn zieht endlich als notwendige Folge eine Umgestaltung der seitlichen Hirnkammern nach sich. Die letzteren, die ursprünglich, der Form des Hemisphärenbläschens entsprechend, einer Hohlkugel gleichen, buchten zuerst nach hinten und dann, sobald der Bogen der Hemisphärenwölbung wieder gegen seinen Ausgangspunkt zurückkehrt, nach unten und vorn sich aus. Dabei wächst die Außenwand des Seitenventrikels rascher als die innere oder mediane, die den Hirnstamm umgibt. In dieser befindet sich ein anfänglich aufrecht stehender Schlitz, der MONROsche Spalt (*a* Fig. 43), durch welchen die seitliche Hirnkammer mit der Höhle des Zwischen-

[1] HIS, Die Formentwicklung des menschlichen Vorderhirns. Abh. der sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Kl. XV, 1890, S. 675.

hirns, dem dritten Ventrikel, kommuniziert. Vor ihm sind die beiden Hemisphärenblasen durch eine Marklamelle verwachsen (*bd*). Indem nun das Vorderhirn die übrigen Hirnteile überwölbt, folgt der MONROsche Spalt samt seiner vorderen Grenzlamelle dieser Bewegung. Im entwickelten Gehirn hat er daher die Form eines um das Zwischenhirn geschlungenen Bogens. Er schließt sich übrigens bald in seinem hinteren Abschnitt, nur der vorderste Teil bleibt offen: durch diesen treten Gefäßhautfortsätze aus dem dritten Ventrikel in die seitliche Hirnkammer. Von der vor ihm gelegenen weißen Grenzlamelle wird das unterste Ende zur vorderen Hirnkommissur (*k*), der übrige der Hemisphärenwölbung folgende Teil ist die Anlage des G e w ö l b e s. Unmittelbar über den letzteren werden dann die beiden Hemisphären durch ein mächtiges, queres Markband, den B a l k e n oder die g r o ß e K o m m i s s u r (*g*) miteinander vereinigt; der über dem Balken gelegene Teil der medianen Hemisphärenwand aber bildet ebenfalls einen Bogen, der durch eine besondere Furche *ff'* gegen seine Umgebung begrenzt ist: auf solche Weise entsteht der konzentrisch zu dem Gewölbe verlaufende R a n d b o g e n (*h*), dessen vordere Abteilung zur B o g e n w i n d u n g wird, während die hintere in ein mit der Bogenwindung zusammenhängendes Gebilde übergeht, das von der medianen Seite her in die seitliche Hirnkammer vorragt und das A m m o n s h o r n genannt ist. Auf die nähere Beschreibung dieser Teile, die erst im Säugetierhirn zur Entwicklung gelangen, werden wir unten zurückkommen.



Fig. 43. Wachstum des menschl. Vorderhirns, von der Medianseite gesehen, halb schematisch nach FR. SCHMIDT. *1.* Embryo aus der 6. Woche, *2.* aus der 8. Woche, *3.* aus der 10. Woche, *4.* aus der 16. Woche. *a* MONROscher Spalt. *b* bis *d* vordere Grenzlamelle desselben. *c* Hirnstiel. *e* unterer Hemisphärenlappen. *i* hintere Begrenzung des MONROschen Spaltes. *k* vordere Kommissur. *g* Balken. *h* Randbogen. *h'* äußerer, *h''* innerer Teil desselben. *ff'* Längsfurche des Hemisphärenbläschens, welche die Bogenwindung begrenzt. *n* Riechlappen.

2. Das Rückenmark der höheren Wirbeltiere.

Das Medullarrohr, aus dem sich das Rückenmark entwickelt, ist ursprünglich eine von Flüssigkeit erfüllte Röhre, deren Wandung auf ihrer inneren Seite von Bildungszellen bedeckt wird. Die letzteren wachsen und

vermehren sich, einige nehmen den Charakter von Bindegewebszellen an und liefern eine formlose Interzellularsubstanz, andere werden zu Nervenzellen, indem sie Ausläufer sprossen lassen, die teils unmittelbar in die Fasern peripherer Nerven übergehen, teils sich unter fortgesetzter Spaltung in ein Endfasernetz auflösen. Indem alle diese Fasern vorzugsweise nach der Peripherie des Medullarrohrs hervorsprossen, rücken die zelligen Gebilde gegen das Zentrum der Höhle hin (Fig. 44 und oben Fig. 9, S. 66). Entsprechend der bilateralen Symmetrie der Körperanlage sammeln sich von Anfang an sowohl die nervösen Zellen, wie die aus ihnen rechts und links hervorgehenden Nerven in symmetrische Gruppen. Jede dieser Gruppen zerfällt aber gemäß der Verbindung der Nerven mit zwei verschiedenen Teilen der Keimanlage wieder in zwei Unterabteilungen. Diejenigen Zellen und Fasern, die mit dem Hornblatt, der Uranlage der Sinneswerkzeuge und der sensibeln Körperbedeckung in Verbindung treten, ordnen sich in eine hintere, durch ihre Lage den ihnen zugeteilten Keimgebilden genäherte Gruppe. Jene Nervenelemente, die zur quergestreiften Muskulatur treten, sammeln sich in eine vordere, der animalen Muskelplatte entsprechende Gruppe. So kommt es, daß die durch den Zusammentritt der Zellen gebildete graue Substanz rechts und links in Gestalt einer hinteren und einer vorderen Säule auftritt, die ringsum von weißer Markmasse umgeben sind. Man nennt diese Säulen nach der Form, die sie auf senkrechten Durchschnitten darbieten, die **hinteren** und die **vorderen Hörner**; eine besondere Abzweigung der letzteren bilden die **seitlichen Hörner**. In der Mitte hängt das hintere Horn jeder Seite mit dem vorderen zusammen. Ebenso ordnen sich die austretenden Nervenwurzeln jederseits in zwei Reihen: in die **hinteren** oder **sensibeln** und in die **vorderen** oder **motorischen** (Fig. 44 *e* und *f*, Fig. 45 *H. W.* und *V. W.*). Die zentrale Höhle nimmt infolge dieser Wachstumsverhältnisse zunächst die Gestalt eines Rhombus an, der sich nach vorn und hinten in eine Spalte fortsetzt (Fig. 44 *cm*). Bald schließt

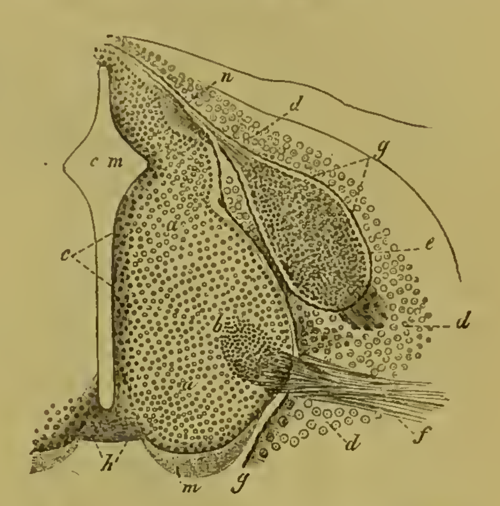


Fig. 44. Querschnitt des embryonalen Rückenmarks. (Vom Schafembryo, nach BIDDER und KUPFFER.) *cm* die in der Schließung begriffene Zentralhöhle. *c* Epithel derselben. *a* die graue Substanz, welche fast den ganzen Querschnitt des Rückenmarks noch einnimmt. *b* Ursprungsstelle der vordern Wurzeln *f*. *e* Spinalganglion mit der aus ihm hervorkommenden hinteren Wurzel. *m* Anlage des Vorder- und Seitenstrangs. *n* Anlage des Hinterstrangs. *h* vordere Kommissur. *g* Hülle des Spinalganglions und des Rückenmarks. *d* Anlage des Rückenmarks.

sich die hintere Spalte fast ganz, die vordere bleibt deutlicher, sie wird aber durch Nervenfasern geschlossen, die von einer Seite des Marks zur andern herübertretend die vordere oder weiße Kommissur bilden. Diese, die anfänglich nahe der vorderen Fläche liegt (Fig. 44 *h*), rückt allmählich in die Tiefe (Fig. 45). Hinter ihr bleibt der Rest der zentralen Höhle als ein äußerst enger Kanal, der Zentralkanal des Rückenmarks, bestehen, um welchen die beiden Ansammlungen der grauen Substanz miteinander in Verbindung treten (Fig. 45 *A*). Durch die vordere und hintere Spalte (*Fiss. med. ant. et post.*) ist das Rückenmark in zwei symmetrische Hälften getrennt; jede dieser Hälften wird durch die austretenden Nervenwurzeln in drei Stränge geschieden (Fig. 45 *B*). Den zwischen der hinteren Medianspalte und der hinteren Wurzelreihe liegenden Markstrang nennt man den Hinterstrang (*hs*), den zwischen der vorderen Medianspalte und der vorderen Wurzelreihe liegenden den Vorderstrang (*vs*), endlich denjenigen, der zwischen den beiden Wurzelreihen in die Höhe zieht, den Seitenstrang (*ss*). In diesen Marksträngen verlaufen die Nervenfasern großenteils vertikal in der Richtung der Längsachse des Rücken-

Fig. 45. Querschnitt des Rückenmarks vom Menschen. 9mal vergr. Nach GEGENBAUR. *A* aus der Lendenanschwellung, *B* aus dem Brustteil des Rückenmarks.

marks. Nur die Stelle im Grunde der vorderen Medianspalte wird von den oben erwähnten horizontal und schräg verlaufenden Kreuzungsfasern der vorderen Kommissur eingenommen; ebenso sind in der Nähe der eintretenden Nervenwurzeln, als unmittelbare Fortsetzungen derselben in das Mark, horizontale und schräge Fasern zu finden. Die grauen Hörner sind von abweichender Gestalt, die vorderen breiter und kürzer, namentlich im Lendenteil des Rückenmarks, die hinteren länger und schmäler. In jenen findet sich eine Menge großer multipolarer Ganglienzellen, in diesen beobachtet man nur kleinere Zellen, auch besteht ein großer Teil der hinteren Hörner aus nervöser Punktsubstanz und den sie durchsetzenden Fibrillen. Hierdurch zeigen die hinteren Hörner namentlich gegen ihren äußeren Umfang ein helleres Ansehen; man pflegt diese Region die gelatinöse Substanz zu nennen (*Subst. gelat. Rolandi*). Nach innen von ihr bemerkt man, einer Ansammlung rundlicher Ganglienzellen entsprechend, beiderseits eine kompaktere Säule grauweißer Substanz, die sogenannten CLARKEschen Säulen (Fig. 45 *B*), die sich vom Ende des Halsmarks an bis in die Lendenanschwellung erstrecken. Während die direkten Ursprungspunkte der hinteren Wurzeln im Mark spärlicher mit nervösen Zellen ausgestattet scheinen als die der vorderen, findet sich dort ein Lager ansehnlicher bipolarer Ganglienzellen in den Verlauf der Nervenfasern nach ihrem Austritt aus dem Mark eingeschoben: es bildet die Spinalganglien der hinteren Wurzeln (*e* Fig. 44). Die hinteren Stränge sind nicht wie die vorderen durch weiße Markfasern verbunden, dagegen ziehen in der grauen Substanz hinter dem Zentralkanal schmale Fasern von einem Hinterhorn zum andern: die hintere oder graue Kommissur (*Comm. post.*). Ähnliche graue Fasern umgeben den ganzen Zentralkanal, dessen Binnenraum von einer einfachen Lage Zylinderepithel bedeckt ist. Zu diesem ist ein kleiner Rest der ursprünglich die Höhle des Medullarrohrs auskleidenden Bildungszellen verwendet worden (Fig. 9, S. 66).

So lange die Entwicklung der Zentralorgane auf die Ausbildung des Rückenmarks beschränkt bleibt, ist damit eine gewisse Gleichförmigkeit der gesamten Organisation notwendig verbunden. Indem in der ganzen Länge des Rückenmarks die gleiche Anordnung der Elementarteile und das gleiche Ursprungsgesetz der Nervenfasern sich wiederholen, müssen auch die sensibeln Flächen und die Bewegungsapparate, die von jenem Zentralorgane beherrscht sind, der nämlichen Gleichförmigkeit ihrer Verbreitung und Ausbildung unterworfen sein. So hat sich denn in der Tat beim Embryo, so lange sein zentrales Nervensystem nur aus dem Medullarrohr besteht, noch keines der höheren Sinnesorgane entwickelt, die Anlagen der sensibeln Körperoberfläche und des Bewegungsapparates sind

symmetrisch um die zentrale Achse verteilt; nur die Stelle, wo die stärkeren Nervenmassen zu den Hinterextremitäten hervorsprossen, ist schon frühe durch eine Erweiterung der Primitivrinne, den Sinus rhomboidalis, die nachherige Lendenanschwellung, angedeutet. Zu ihr gesellt sich später eine ähnliche, übrigens schwächere Verdickung des Medullarrohrs an der Abgangsstelle der vorderen Extremitätennerven, die Zervikalanschwellung[1]. Eine ähnliche Gleichförmigkeit der Organisation begegnet uns als bleibende Eigenschaft bei dem niedersten Wirbeltier, bei dem sich die Ausbildung des zentralen Nervensystems auf das Medullarrohr beschränkt, dem Amphioxus lanceolatus. Die Sehorgane dieses hirnlosen Wirbeltieres bestehen aus einfachen lichtbrechenden und von Pigment umgebenen Zellen[2], das Geruchsorgan aus einer unpaaren becherförmigen Vertiefung am vorderen Leibesende, ein Gehörappart ist nicht nachgewiesen. So sind hier gerade diejenigen Organe in ihrer Entwicklung zurückgeblieben, die für die erste Ausbildung der von dem Rückenmark sich absondernden höheren Zentralteile vorzugsweise bestimmend scheinen.

3. Das verlängerte Mark.

Bei den niederen Wirbeltieren ist der äußere Verlauf der Faserbündel noch wenig von dem im Rückenmark verschieden; nur die Hinterstränge



Fig. 46. Querschnitte des verl. Marks vom Menschen, 2 mal vergr. Nach GEGENBAUR. *A* aus dem unteren Teil, *B* aus dem oberen Teil nahe vor Eröffnung der Rautengrube.

lassen auseinander weichend die Rautengrube zutage treten (Fig. 37 und 38, S. 152), und auf Durchschnitten zeigen sich die grauen Hörner von der zentralen grauen Substanz getrennt und in den Verlauf der Vorder-

[1] Bei den Vögeln wird der Sinus rhomboidalis zeitlebens nicht durch Nervenmasse geschlossen und bleibt daher als eine hinten offene Grube bestehen, ähnlich wie bei allen Wirbeltieren die Fortsetzung des Zentralkanals im verlängerten Mark, die Rautengrube.

[2] Vgl. unten Kap. VII, 3.

und Hinterstränge hineingeschoben. Wie am Rückenmark, so kann man auch hier noch Vorder-, Seiten- und Hinterstränge unterscheiden; doch haben dieselben besondere Namen erhalten, weil sie teils durch den verwickelteren Verlauf der Fasern, teils durch das Auftreten von Ganglienkernen in ihrem Innern wesentlich von den entsprechend gelagerten Rückenmarkssträngen verschieden sind, auch großenteils nicht die unmittelbaren Fortsetzungen derselben darstellen. Die vorderen Stränge heißen Pyramiden; im unteren Teil ihres Verlaufs kreuzen sich deren Bündel, so daß die vordere Mittelspalte ganz zum Verschwinden kommt (Fig. 46 *A*, Fig. 47 *p*). Diese Kreuzung erscheint wie eine mächtigere Wiederholung der in der vorderen Kommissur stattfindenden Kreuzung der Vorderstränge des Rückenmarks. An ihrem oberen Ende, wo die Pyramiden einen bandförmigen Streifen grauer Substanz einschließen (*N. pyramid.* Fig. 46 *B*), werden sie zu beiden Seiten von den sogenannten Oliven begrenzt (Fig. 46 *B*, Fig. 47 *o*); letztere sind durch einen mächtigen Ganglienkern, der auf Durchschnitten eine gezahnte Gestalt besitzt (*nd*) und daher der gezahnte Kern (nucleus dentatus) heißt, zu deutlich hervortretenden Erhabenheiten ausgedehnt. Die vertikal aufsteigenden Faserbündel,

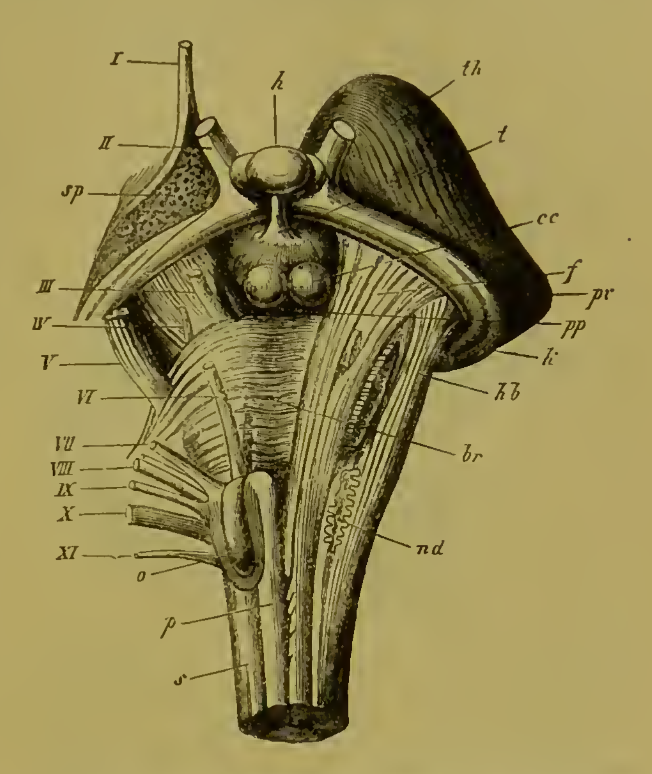


Fig. 47. Vordere Ansicht des verlängerten Marks vom Menschen, mit der Brücke und den angrenzenden Teilen der Hirnbasis. Links ist die Fortsetzung der Rückenmarkstränge durch die Brücke in den Hirnschenkel durch Zerfaserung dargestellt und die untere Fläche des Sehhügels bloßgelegt. *p* Pyramide. *o* Olive. *s* Seitenstrang. *nd* gezahnter Kern der Olive. *br* Hirnbrücke. *f* Fuß des Hirnschenkels. *hb* Haube des Hirnschenkels. Beide sind durch ein tiefes Querfaserbündel der Brücke, welches quer durchschnitten wurde, voneinander getrennt. *cc* weiße Hügelchen (corpora candicantia). *t* grauer Hügel mit dem Hirntrichter. *h* Hirnanhang. *th* Sehhügel. *pv* Polster (pulvinar) des Sehhügels. *k* Kniehöcker. *sp* vordere durchbrochene Substanz. *pp* hintere durchbrochene Substanz. *I—XI* erster bis elfter Hirnnerv. *I* Riechnerv. *II* Sehnerv. *III* gemeinsamer Augenmuskelnerv (Oculomotorius). *IV* oberer Augenmuskelnerv (Trochlearis). *V* dreigeteilter Hirnnerv (Trigeminus). *VI* äußerer Augenmuskelnerv (Abducens). *VII* Antlitznerv (Facialis). *VIII* Hörnerv (Acusticus). *IX* Zungenschlundkopfnerv (Glossopharyngeus). *X* Lungenmagennerv (Vagus). *XI* Beinerv (Accessorius).

von denen diese Kerne umschlossen sind, pflegt man als Hülsenstränge zu bezeichnen. Die Seitenstränge (*s* Fig. 47 und 48) werden vom unteren Ende des verlängerten Marks an schwächer, um endlich ungefähr in der Höhe, in der sich die Rautengrube öffnet, ganz in der Tiefe zu verschwinden. Dafür nehmen die Hinterstränge äußerlich an Umfang zu; im unteren Abschnitt der medulla oblongata werden sie durch eine seichte Furche in eine innere und äußere Abteilung, den zarten und keilförmigen Strang (*fg* und *fc* Fig. 48) geschieden, welche am unteren Ende der Rautengrube kolbige Anschwellungen besitzen, die von grauen Kernen in ihrem Innern herrühren (*Nucl. gracil.* und *cuneatus* Fig. 46). Weiter nach oben scheinen sich dann beide Abteilungen in die Stränge fortzusetzen, die beiderseits die Rautengrube begrenzen: die strickförmigen Körper (*pi* Fig. 48). Sie sind der Masse nach die bedeutendsten Stränge des verlängerten Marks, enthalten ebenfalls graue Kerne in ihrem Innern und zeichnen sich durch den verschlungenen, geflechtartigen Verlauf ihrer Fasern aus. Nach oben treten die strickförmigen Körper vollständig in das Mark des kleinen Gehirns ein: sie bilden die unteren Stiele dieses Organs. Zwischen ihnen kommen auf dem Boden der Rautengrube, unmittelbar bedeckt von der Höhlenformation der grauen Substanz, zwei Stränge zum Vorschein, welche äußerlich als die Fortsetzungen der nach vorn vom Zentralkanal gelegenen Teile des Rückenmarks, also der Vorderhörner und der in der Tiefe gelegenen Teile der Vorderstränge, erscheinen. Diese den Boden der Rautengrube ausfüllenden, zumeist aus grauer Substanz bestehenden Gebilde heißen wegen

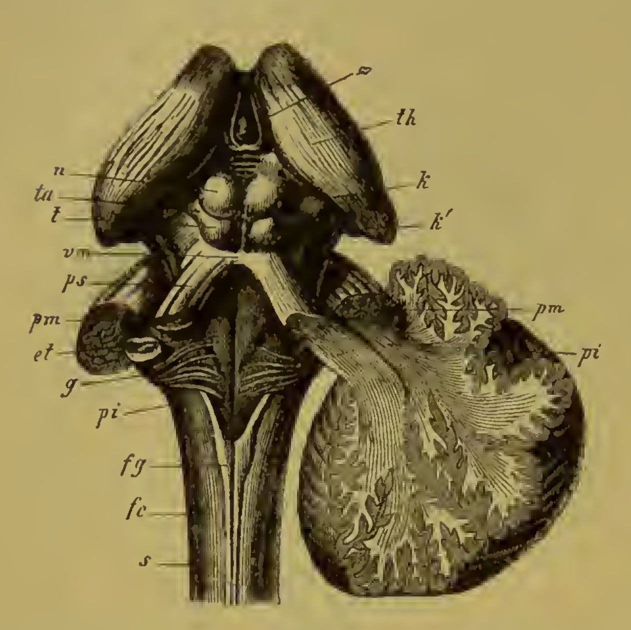


Fig. 48. Hintere Ansicht des verl. Marks vom Menschen mit den Vier- und Sehhügeln und den Kleinhirnschenkeln. Auf der rechten Seite ist die Ausstrahlung der Kleinhirnschenkel im kleinen Gehirn dargestellt. *fg* zarter Strang (funiculus gracilis). *fc* keilförmiger Strang (fun. cuneatus). *s* Seitenstrang. Indem diese Stränge divergieren, lassen sie die Rautengrube hervortreten, auf deren Boden die runden Erhabenheiten *et*, in der Mitte durch eine Längsfurche getrennt, sichtbar sind. *g* Gürtelfasern (fibrae arcuatae). *pi* untere Kleinhirnstiele (strickförmige Körper). *pm* mittlere Kleinhirnstiele (Brückenarme). *ps* obere Kleinhirnstiele (Bindearme des kl. Gehirns zum großen). *t* hinteres, *n* vorderes Vierhügelpaar (testes und nates). *ta* hintere Vierhügelarme. *th* Sehhügel. *k* innerer, *k'* äußerer Kniehöcker. *z* Zirbel (conarium). *vm* vorderes Marksegel.

ihrer konvex gewölbten Form die runden Stränge oder runden Erhabenheiten (eminentiae teretes, *ct*); ihre graue Substanz hängt mit den meisten Nervenkernen des verlängerten Marks zusammen, doch sind einzelne der letzteren infolge der Zerklüftung des Marks durch weiße Stränge weiter von der Mittellinie entfernt und isoliert worden. Zu allen hier geschilderten Gebilden kommt noch schließlich als weitere Folge der veränderten Strukturbedingungen eine neue Formation von Fasergruppen, die in querer Richtung das Mark umschlingt, zum Teil in die vordere Mittelspalte sowie in die Furche zwischen den Pyramiden und Oliven eintritt, zum Teil über die Rautengrube hinzieht: das zonale Fasersystem (stratum zonale, fibrae arcuatae, *g*).

Infolge der erörterten Verhältnisse folgt im verlängerten Mark der äußere Ursprung der peripheren Nerven nicht mehr der einfachen Regel wie im Rückenmark, sondern die Nervenwurzeln erscheinen mehr oder weniger verschoben. Zwar treten sie noch annähernd in zwei Längsreihen, einer vorderen und hinteren, hervor; aber nur aus der vorderen Seitenfurche kommen ausschließlich motorische Wurzelfasern, die des zwölften Hirnnerven oder Zungenfleischnerven, aus der hinteren oder wenigstens ihr sehr genähert entspringen sowohl sensible wie motorische Bündel, nämlich die Wurzeln aller übrigen Hirnnerven, mit Ausnahme des Riech- und Sehnerven und der beiden vorderen, ebenfalls in ihrem Ursprung weiter nach vorn verlegten Augenmuskelnerven (vgl. Fig. 47 und 52)[1].

4. Das Kleinhirn.

Am vorderen Ende des verlängerten Marks tritt eine weitere wesentliche Umgestaltung der bisherigen Formverhältnisse ein durch das hier aus der Anlage des dritten Hirnbläschens hervorgewachsene Kleinhirn. Dieses entfernt sich auf der niedrigsten Stufe seiner Bildung (Fig. 37 und 38, S. 152) äußerlich noch wenig von der Beschaffenheit seiner ursprünglichen Anlage: es überbrückt als quere Leiste das obere Ende der Rautengrube und nimmt beiderseits die strickförmigen Körper in sich auf, während nach oben eine Markplatte zum Mittelhirn aus ihm entspringt (Fig. 40, S. 154), beiderseits aber quere Faserzüge hervorkommen, die gegen die untere Fläche des verlängerten Marks verlaufen und sich teils miteinander, teils mit den senkrecht aufsteigenden Faserzügen der Pyramiden- und Olivenstränge kreuzen. Diese Verbindungsverhältnisse bleiben, auch nachdem das Kleinhirn eine weitere Ausbildung erlangt hat, die nämlichen.

[1] Nerv. oculomotorius und trochlearis. Der dritte Augenmuskelnerv (abducens) entspringt noch aus dem vordersten Teil des verlängerten Marks.

Die aus den strickförmigen Körpern in dasselbe eintretenden Bündel sind die unteren Kleinhirnstiele (processus ad med. oblongatam, *pi* Fig. 48), die aus ihm nach oben zum Mittelhirn tretenden Markfasern sind die oberen Kleinhirnstiele (processus ad corpora quadrigemina oder ad cerebrum, *ps*). Die letzteren werden durch eine dünne Markplatte vereinigt, welche die Rautengrube von oben bedeckt: das obere Marksegel (velum medullare superius, *vm*); dasselbe verbindet unmittelbar das Mark des kleinen Gehirns mit der nächsten Hirnabteilung, dem Mittelhirn oder den Vierhügeln. Die aus den beiden Seiten des Kleinhirns hervorkommenden Markstränge endlich bilden die mittleren Kleinhirnstiele oder Brückenarme (processus ad pontem, *pm*). Das durch die Vereinigung der letzteren und ihre Kreuzung mit den longitudinal aus dem verlängerten Mark aufsteigenden Marksträngen an der Basis des Hinterhirns entstehende Gebilde wird die Brücke (pons Varoli, *br* Fig. 47) genannt. Sie stellt ein Verbindungsglied dar einerseits in longitudinaler Richtung zwischen Nachhirn und Mittelhirn, anderseits in horizontaler zwischen den beiden Seitenhälften des Cerebellum. Aber während die vorderen und hinteren Kleinhirnstiele schon bei der primitivsten Ausbildung des Kleinhirns deutlich zu beobachten sind, gewinnen die mittleren erst infolge der fortgeschrittenen Entwicklung dieses Hirnteils, namentlich seiner Seitenteile, eine solche Mächtigkeit, daß dadurch die Brücke als besonderes Gebilde hervortritt. Noch bei den Vögeln bemerkt man an der Stelle derselben fast nur die longitudinalen Fortsetzungen der Vorder- und Seitenstränge des verlängerten Marks (Fig. 49 *B*). Von den Stellen an, wo die Stiele des Kleinhirns hinten, vorn und seitlich in dieses eintreten, strahlen die Markfasern gegen die Oberfläche des Organs aus.

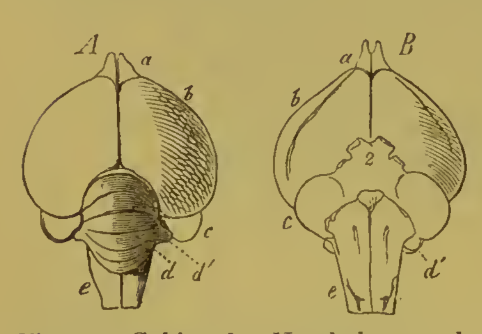


Fig. 49. Gehirn des Haushuhns, nach C. G. Carus. *A* obere, *B* untere Ansicht. *a* Riechkolben. *b* Großhirn. *c* Zweihügel. *d* Kleinhirn. *d'* dessen rudimentäre Seitenteile. *e* verl. Mark. *2* Nerv. opticus.

Die morphologische Ausbildung des Cerebellum geschieht verhältnismäßig frühe. Bei allen Wirbeltieren ist dieser hintere Abschnitt des Hirnmantels von grauer Rinde bedeckt, die deutlich von der das Innere einnehmenden Markfaserstrahlung geschieden ist, und schon bei den niedersten Wirbeltieren, den Fischen, zerfällt die Rinde des Kleinhirns in einige durch ihre verschiedene Färbung ausgezeichnete Schichten. Im Cerebellum der Amphibien finden sich bereits Gruppen von Nervenzellen als erste Spuren von Ganglienkernen in den Verlauf der Markfasern eingeschoben; diese mehren sich bei den Vögeln, während zugleich

an der Rinde die Schichtenbildung deutlicher ist und durch Faltung der Oberfläche eine Massezunahme der Rindenelemente möglich wird (Fig. 40 und 49).

Eine weitere Formentwicklung erfährt endlich das Cerebellum bei den Säugetieren, indem neben einem unpaaren mittleren Teil, der wegen seiner in quere Falten gelegten Oberfläche den Namen des Wurmes trägt, stärker entwickelte symmetrische Seitenteile vorhanden sind, die freilich bei den niedersten Säugern noch hinter dem Wurm zurücktreten, bei den höheren aber denselben von allen Seiten umwachsen (Fig. 50). Mit den Seitenteilen entwickeln sich auch die bei den niederen Wirbeltieren nur als schwache Querfaserzüge zur medulla oblongata angedeuteten Brückenarme zu größerer Mächtigkeit. Die Querfalten der grauen Oberfläche nehmen an Menge zu und bieten auf Durchschnitten das Bild einer zierlichen Baumverzweigung, genannt Lebensbaum (arbor vitae, *av* Fig. 50). Zugleich treten in der Markfaserstrahlung mächtigere Ganglienkerne auf. So findet sich in jeder Seitenhälfte ein dem Olivenkern ähnlicher gezahnter Kern (nucleus dentatus cerebelli, *cn*). Andere Nester grauer Substanz von analoger Bedeutung sind in der Brücke zerstreut; ihre Zellen sind zwischen den verschiedenen hier sich kreuzenden Faserbündeln eingeschoben.

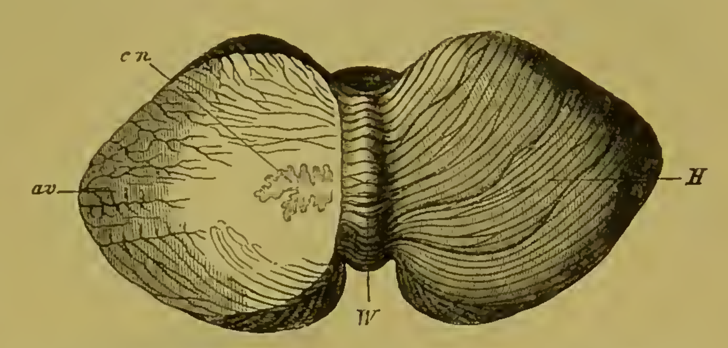


Fig. 50 Obere Ansicht des Kleinhirns vom Menschen. Auf der linken Seite ist durch einen Schrägschnitt der gezahnte Kern *cn* und der Lebensbaum *av* bloßgelegt. *W* Wurm. *H* rechte Hemisphäre.

5. Das Mittelhirn.

Das Mittelhirn, die den Vierhügeln der Säugetiere, den Zweihügeln oder lobi optici der niederen Wirbeltiere entsprechende Abteilung des Hirnstamms (*t*, *n* Fig. 48, *d* Fig. 37), enthält, da es kein Nebenbläschen, also keinen Mantelteil entwickelt, nur zwei Formationen grauer Substanz, Höhlen- und Kernformation. Die erstere umgibt als eine Schicht von mäßiger Dicke die Sylvische Wasserleitung; die vordersten Nervenkerne (des Oculomotorius, Trochlearis und der oberen Quintuswurzel) stehen mit ihr in Verbindung. Ganglienkerne finden sich teils innerhalb der Zwei- oder Vierhügel, teils in den Verlauf der unter der Sylvischen Wasserleitung hingehenden Markstränge eingestreut. Diese

paarigen, in der Mitte aber zusammenhängenden Markmassen, die zunächst als Fortsetzungen der Vorder- und Seitenstränge des verlängerten Marks erscheinen, dann aber sich durch weitere longitudinale Faserzüge aus den Vier- und Sehhügeln verstärken, werden während ihres ganzen Verlaufs von der medulla oblongata an bis zum Eintritt in die Hemisphären die Hirnschenkel genannt. Das Säugetierhirn enthält in dem zum Mittelhirngebiet gehörigen Teil der Hirnschenkel zwei deutlich umschriebene Ganglienkerne, von denen der eine, durch seine dunkle Färbung ausgezeichnet, die schwarze Substanz (substantia nigra, SÖMMERING) heißt (*sn* Fig. 51). Er trennt jeden Hirnschenkel in einen unteren, zugleich mehr

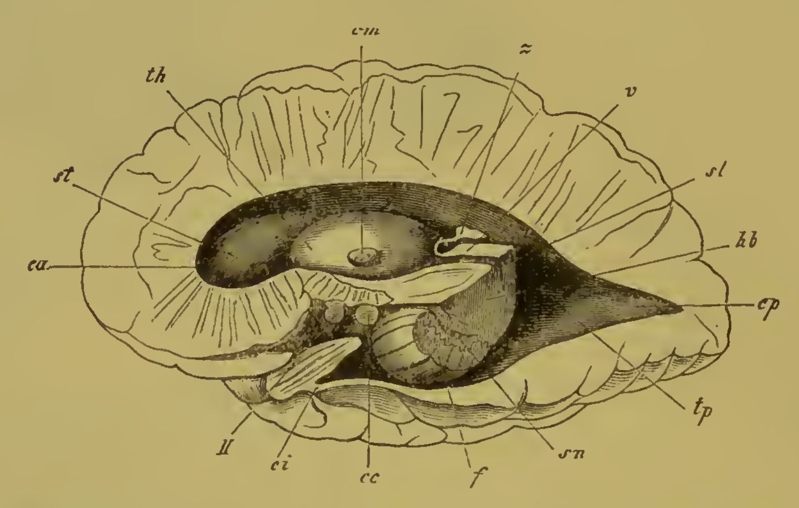


Fig. 51. Hirnschenkel und seitliche Hirnkammer der rechten Hemisphäre vom Menschen. *f* Fuß des Hirnschenkels. *sn* schwarze Substanz. *hb* Haube. *sl* Schleife. *v* Vierhügelplatte. *z* Zirbel. *th* Sehhügel. *cm* mittlere Kommissur. *cc* Corpus candicans. *st* Streifenhügel. *ca* vorderes, *cp* hinteres, *ci* unteres Horn der seitlichen Hirnkammer. *tp* Balkentapete. *II* Sehnerv.

nach außen gelegenen Teil, den Fuß (basis pedunculi, *f* Fig. 51 und 47), und in einen oberen, mehr der Mittellinie genäherten Teil, die Haube oder Decke (tegmentum pedunculi, *hb* ebend.). Der oberste und innerste Teil der Haube, der als ein am vorderen Ende schleifenförmig gewundenes Markband unmittelbar die Vierhügel trägt, wird Schleife (laqueus) genannt (*sl* Fig. 51). Ein zweiter Kern befindet sich inmitten der Haube und wird, ebenfalls wegen seiner Farbe, als der rote Kern derselben (nucleus tegmenti) bezeichnet (*hb* Fig. 56). Auf den Hirnschenkeln sitzen nun die Vierhügel (*v* Fig. 51), nach hinten mit dem oberen Kleinhirnstiel zusammenhängend, nach vorn und seitlich Markfasern abgebend, die teils der Haube des Hirnschenkels sich beimischen, teils in die Sehhügel übergehen, teils endlich die Ursprünge der Sehnerven bilden. Die Verbindung mit den Sehhügeln und mit den Sehnerven wird bei den Säuge-

tieren durch die Vierhügelarme vermittelt (*ta* Fig. 48). Das vordere Vierhügelpaar hängt nämlich durch die vorderen Arme mit den Sehhügeln, das hintere durch die hinteren Arme mit dem inneren Kniehöcker zusammen. In dem Zwischenraume zwischen vorderem Vierhügelpaar und hinterem Ende der Sehhügel liegt die Zirbel (conarium) eingesenkt (*z* Fig. 48 und 51), in die dereinst DESCARTES den »Sitz der Seele« verlegte. Sie ist ein gefäßreiches Gebilde, dem genetisch wahrscheinlich die Bedeutung eines rudimentären Organs zukommt: man vermutet in ihm den zentralen Rest eines median gelegenen Sehorgans der Urwirbeltiere. Bei den Säugetieren sind die Vierhügel, wie schon oben (S. 155) bemerkt, vollkommen solide Gebilde. Sie sind durch eine Markplatte verbunden, die nach hinten unmittelbar in das obere Marksegel und nach vorn in die an der Grenze zwischen Vier- und Sehhügeln gelegene hintere Kommissur übergeht (*cp* Fig. 53).

6. Das Zwischenhirn.

Das Zwischenhirn oder Sehhügelgebiet (thalami optici) steht bei allen niederen Wirbeltieren an Größe hinter dem Mittelhirn zurück (*f* Fig. 37, S. 152). Erst bei den Säugetieren übertrifft es das letztere (*th* Fig. 47, 48 und 51); doch erstreckt sich bei den Fischen eine paarige Verlängerung des Zwischenhirns nach unten zur Hirnbasis und tritt hier in Gestalt zweier halbkugeliger Erhabenheiten hervor, die unter den lobi optici und etwas nach vorn von denselben liegen: die unteren Lappen (lobi inferiores) des Fischgehirns (*li* Fig. 41, S. 155). Sie enthalten einen Hohlraum, der mit dem dritten Ventrikel, jener spaltförmigen Öffnung, die infolge des vorderen Deckenrisses das Zwischenhirn in die beiden thalami trennt, in Verbindung steht. Wo die lobi inferiores zusammenstoßen, hängt an ihnen ein unpaares Gebilde, der Hirnanhang (hypophysis cerebri, ebend. *h*), das nur in seiner oberen Hälfte eine Ausstülpung des Zwischenhirns, in seiner unteren ein Rest embryonalen Gewebes ist, das ursprünglich dem oberen Ende des Schlundes angehörte und bei der Entwicklung der Schädelbasis mit dem Zwischenhirn verbunden blieb. Die Hypophysis bleibt auch bei den höheren Wirbeltieren bestehen, bei denen infolge der mächtigeren Entwicklung der Hirnschenkel die lobi inferiores ganz verschwunden sind (*h* Fig. 52). Hier kommt die gangliöse Substanz des Zwischenhirns an der Hirnbasis nur noch zwischen den auseinander weichenden Hirnschenkeln in Gestalt einer grau gefärbten Erhabenheit, des grauen Höckers (tuber cinereum), zum Vorschein, der nach vorn gegen die Hypophysis hin mit einer trichterförmigen Verlängerung, dem Hirntrichter (infundibulum), zusammenhängt (*i* Fig. 38,

t Fig. 47). Der Trichter enthält eine enge Höhle, die nach oben mit dem dritten Ventrikel kommuniziert. Der Eintritt kleiner Blutgefäße verleiht der grauen Substanz zwischen den Hirnschenkeln ein siebförmig durchbrochenes Ansehen, daher man diese Stelle als hintere durchbrochene Platte bezeichnet (lamina perforata posterior, *pp* Fig. 52 und 47).

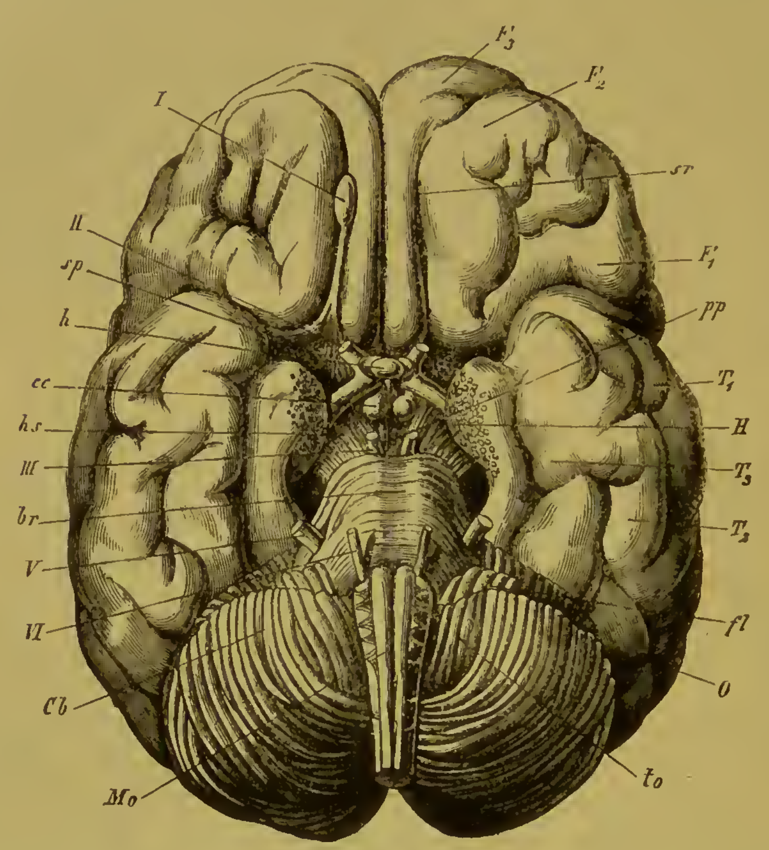


Fig. 52. Basis des menschlichen Gehirns. *Mo* verl. Mark. *Cb* untere Fläche des Kleinhirns. *fl* Flocke. *to* Tonsille. *br* Brücke. *hs* Hirnschenkel. *cc* weiße Hügelchen. *h* Hirnanhang. *sp* vordere durchbrochene Substanz (Riechfeld). *pp* hintere durchbrochene Substanz (zwischen den auseinander weichenden Hirnschenkeln). *I* Riechnerv mit dem bulbus olfactorius. (Auf der linken Hirnseite ist derselbe entfernt.) *II* Sehnerv. *III* Nerv. oculomotorius. *V* Trigeminus. *VI* Abducens. F_3 untere Stirnwindung. F_2 mittlere Stirnwindung. *sr* Riechfurche. F_1 obere Stirnwindung. T_1 obere, T_2 mittlere und T_3 untere Schläfenwindung. *O* Hinterhauptswindung. *H* hippokampischer Lappen.

Bei den Säugetieren schließen sich an den Boden des Zwischenhirns zwei markige Erhabenheiten, die weißen Hügel (corpora candicantia oder mammillaria) an (*cc*). Wie Trichter und Hypophysis nach vorn, so begrenzen sie, unmittelbar vor dem Abschluß der Brücke gelegen, den grauen Hügel nach hinten; ihre genetische Bedeutung ist noch unbekannt.

Gleich dem Mittelhirn enthält auch das Zwischenhirn die graue Substanz teils als Höhlen-, teils als Kernformation. Zunächst ist nämlich der Hohlraum des dritten Ventrikels von einem grauen Beleg bekleidet,

welcher zugleich einen dünnen, die beiden Sehhügel vereinigenden Markstrang überzieht, die mittlere Kommissur genannt (Fig. 51 *cm*). Dieses Höhlengrau des dritten Ventrikels erstreckt sich bis an die Hirnbasis herab, wo es in den grauen Höcker und Trichter unmittelbar übergeht. Außerdem aber sind im Innern der Sehhügel mehrere durch Markmassen voneinander getrennte Ganglienkerne eingestreut (Fig. 56 *th*). Ebensolche sind in zwei kleineren hügelähnlichen Erhabenheiten zu finden, die bei den Säugetieren den hinteren Umfang des Sehhügels begrenzen und äußerlich mit demselben zusammenhängen, in dem äußeren und inneren Kniehöcker (*k' k* Fig. 48, S. 164). Mit beiden Kniehöckern ist der Ursprung des Sehnerven verwachsen, in den inneren geht außerdem der vordere Vierhügelarm über. Während der vordere und äußere Umfang des Sehhügels sich sanft abgedacht zeigt, ist nach hinten die obere von der unteren Fläche desselben durch einen wulstigen Rand geschieden, das Polster (pulvinar, *pv* Fig. 47).

7. Das Vorderhirn.

a. Die Hirnhöhlen und ihre Umgebung.

Das Vorderhirn sitzt in den Anfängen seiner Entwicklung dem Zwischenhirn als eine ursprünglich einfache, später, infolge der Fortsetzung des vorderen Deckenrisses auf dasselbe, paarige Blase auf, deren beide Hälften am Boden zusammenhängen. An der Stelle, wo der Deckenriß des Zwischenhirns sich in die Längsspalte der Hemisphären fortsetzt, steht ursprünglich der dritte Ventrikel mit den Aushöhlungen der beiden Hemisphärenbläschen in offenem Zusammenhang. Bei allen Wirbeltieren, mit Ausnahme der Fische, deren Hemisphären solide Gebilde sind (S. 155), wuchert der Gefäßfortsatz, der in den Hohlraum des Zwischenhirns sich einsenkt, aus diesem in die beiden Hemisphärenbläschen. Indem nun das Zwischenhirn durch Nervenmasse so ausgefüllt wird, daß nur der dritte Ventrikel übrig bleibt, verschließen sich auch jene Kommunikationsöffnungen bis auf zwei sehr enge Zugänge am vordern Ende des dritten Ventrikels, die den Eintritt der Gefäße in die beiden Hirnkammern gestatten, die MONROschen Öffnungen (*mo* Fig. 53), die Reste der ursprünglichen MONROschen Spalten (Fig. 43, S. 158). Sie sind vorn durch eine Markscheidewand voneinander getrennt, welche die hintere Vereinigungsstelle der beiden Hemisphärenblasen darstellt. Der Boden dieser Scheidewand wird meist durch stärkere Markbündel gebildet, die von der einen Seite zur andern ziehen, die vordere Kommissur (*ca*). Schon bei den Reptilien, noch mehr bei den Vögeln und Säugetieren wachsen

die Hemisphären so bedeutend, daß das Zwischenhirn von ihnen mehr oder weniger vollständig überwölbt wird. Infolgedessen buchten sich auch die seitlichen Hirnkammern nach hinten aus, und es erscheinen nun die Sehhügel nicht mehr als ein hinter den Hemisphären gelegener Hirnteil, sondern als Hervorragungen, die mit dem größten Teil ihrer Oberfläche in die seitlichen Hirnkammern hineinragen und nur noch mit ihrer inneren Seite dem dritten Ventrikel zugekehrt sind.

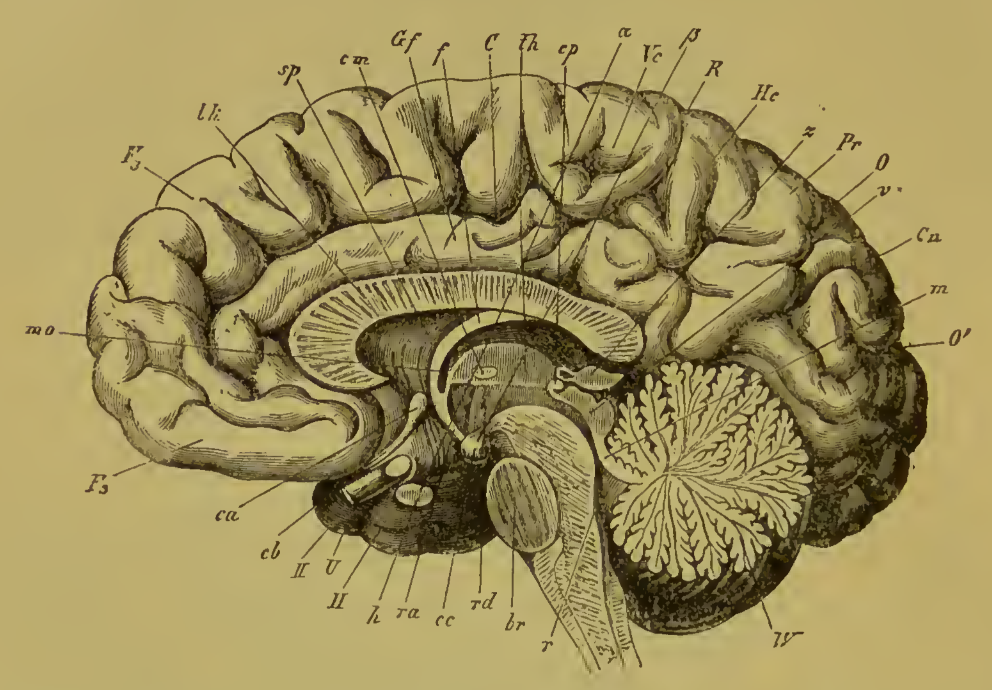


Fig. 53. Medianschnitt des menschlichen Gehirns. *r* Rautengrube. *br* Hirnbrücke. *cc* Corpus candicans. *rd* absteigende, *ra* aufsteigende Wurzel des Gewölbes. *h* Hypophysis. *II* Sehnerv. *ca* vordere Kommissur. *cb* weiße Bodenkommissur. *mo* MONROsche Öffnung. *bk* Balken. *sp* durchsichtige Scheidewand (septum pellucidum). *f* Gewölbe (fornix). *cm* mittlere Kommissur. *th* Sehhügel. *cp* hintere Kommissur. *z* Zirbel. *v* Vierhügel. *m* vorderes Marksegel. *W* Wurm des Cerebellum mit dem Lebensbaum. F_3 untere Stirnwindung. *Gf* Bogenwindung (gyrus fornicatus). *C* Begrenzungsfurche der Bogenwindung (fissura calloso-marginalis). *R* ROLANDOsche Furche. *Vc* vordere Zentralwindung. *Hc* hintere Zentralwindung. *H* hippokampischer Lappen. *U* Hakenwindung (gyrus uncinatus). *Pr* Vorzwickel (Praecuneus). *O* senkrechte Occipitalfurche. *Cn* Zwickel (Cuneus). *O'* horizontale Occipitalfurche. α, β Richtungen der in Fig. 56 dargestellten Querschnitte.

Im Vorderhirn kommt die graue Substanz in ihren drei Formationen vor: als Höhlengrau bedeckt sie die Wände des dritten Ventrikels, also namentlich die demselben zugekehrten innern Flächen der Sehhügel und die Höhle des Trichters, sowie dessen ganze Umgebung; als Gangliengrau bildet sie ansehnliche Massen, die in den Verlauf der unter dem Sehhügel hervorkommenden Fortsetzungen der Hirnschenkel eingesprengt sind; als Rindengrau überzieht sie den ganzen Hemisphärenmantel. Durch die Lagerung dieser grauen Substanzanhäufungen und ihr Verhältnis zu

den Markfaserstrahlungen ist wesentlich die Struktur des Vorderhirns bedingt. Bei allen Wirbeltieren, mit Ausnahme der Fische und Amphibien, bilden die Ganglienkerne auf dem Boden der seitlichen Hirnkammern hügelähnliche Hervorragungen, aus denen die Markfasern gegen die Hemisphärenoberfläche ausstrahlen.

Die tiefste Lage des Bodens der Hirnkammern wird demnach durch die Fortsetzungen der divergierend nach oben tretenden Hirnschenkel gebildet. Auf ihnen ruhen zunächst die Sehhügel, aus welchen sich den unter ihnen nach vorn und außen tretenden Hirnschenkelbündeln weitere verstärkende Markmassen beimischen. In diese Endausstrahlungen des Hirnschenkels am vorderen und äußeren Umfang des Sehhügels sind

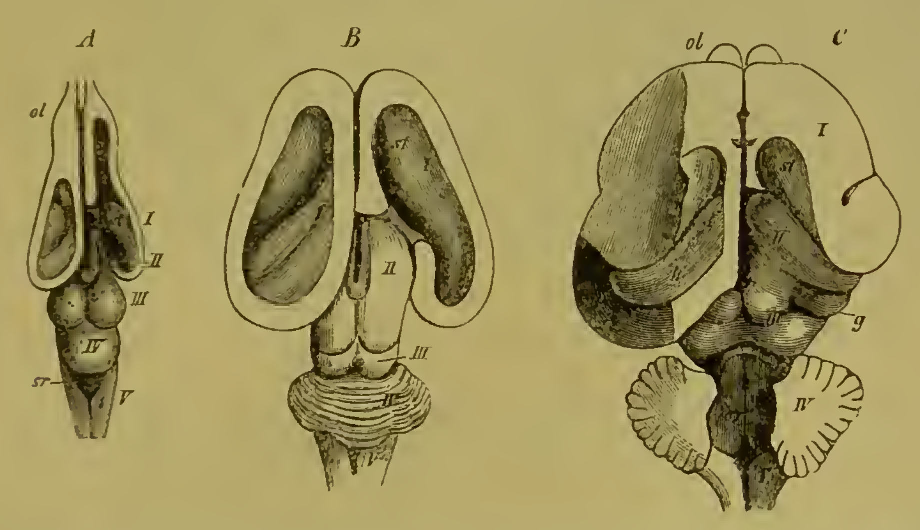


Fig. 54. Differenzierung der Hirnganglien, nach GEGENBAUR. *A* Gehirn einer Schildkröte, *B* eines Rinderfötus, *C* einer Katze. Links ist das Dach der seitlichen Hirnkammer abgetragen, rechts außerdem das Gewölbe entfernt; in *C* ist zugleich an der linken Seite der Übergang des Gewölbes in das Ammonshorn bloßgelegt. *I* Großhirn. *II* Thalami optici. *III* Lobi optici oder Vierhügel. *IV* Cerebellum. *V* verl. Mark. *ol* Riechkolben. *st* Streifenhügel. *f* Gewölbe. *h* (in *C*) Ammonshorn. *g* (ebend.) Kniehöcker. *sr* Rautengrube.

dann nochmals umfangreiche Ganglienkerne eingestreut, welche bewirken, daß sich der Boden des Seitenventrikels als ein ansehnlicher Hügel erhebt, der den Sehhügel vorn und außen umfaßt, der Streifenhügel (corpus striatum, *st* Fig. 54 und 55). Sein vor dem Sehhügel gelegenes kolbenförmiges Ende heißt der Kopf, der schmälere den äußeren Umfang des Sehhügels umgebende Teil der Schweif. Die Oberfläche dieses mit dem Sehhügel den ganzen Boden der Seitenkammer ausfüllenden Körpers wird in ziemlich dicker Lage von grauer Substanz bedeckt, während der Sehhügel auf seiner in die Seitenkammer hineinragenden Oberfläche von einer weißen Markschicht überzogen ist. An der Grenze zwischen Seh- und Streifenhügel liegt ein schmales Markband, der

Grenzstreif (stria cornea, *sc* Fig. 55). Die Ganglienkerne des Streifenhügels bilden bei den Säugetieren drei Anhäufungen von charakteristischer Form. Die eine hängt mit der grauen Bedeckung dieses Hügels unmittelbar zusammen und wird, weil sie der um die Peripherie des Sehhügels bogenförmig geschweiften Form desselben entspricht, als der geschweifte Kern (nucleus caudatus) bezeichnet (*st* Fig. 56); er bildet mit den unter ihm beginnenden Markmassen den Streifenhügel im engeren Sinne. Ein zweiter sehr ansehnlicher Kern, der Linsenkern (nucleus lentiformis), liegt nach außen vom vorigen (*lk*); sein vertikaler Durchschnitt bildet ein Dreieck, dessen Spitze gegen den inneren Rand des Streifenhügels gekehrt ist, während seine Basis weit nach außen in das Hemisphärenmark hineinreicht. Die graue Substanz des Linsenkerns ist durch zwischentretendes Mark in drei Glieder, zwei äußere von bandförmiger, ein inneres von dreieckiger Form, geschieden. Der dritte Streifenhügelkern findet sich nach außen vom Linsenkern als ein schmaler ebenfalls bandförmiger Streifen, der das dritte Glied des Linsenkerns umfaßt: der bandförmige Kern (nucleus taeniaeformis) oder wegen seiner nahen Lage an der Hirnoberfläche die Vormauer (claustrum) genannt (*cl*). Nach abwärts von ihm, nahe der Rinde der Hirnbasis, liegt endlich noch ein weiterer kleiner Kern, die Mandel (amygdala, *mk*)[1]. In diese Ganglienkerne der Hemisphären treten

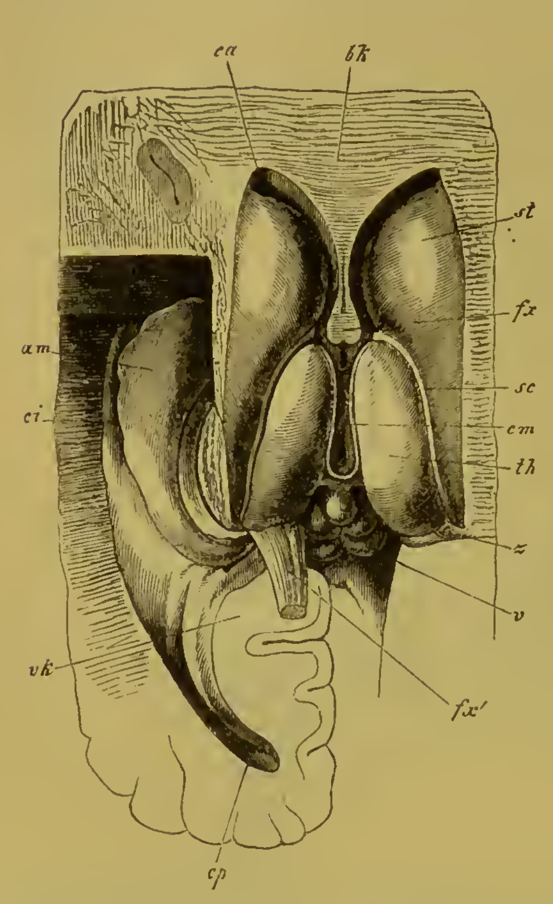


Fig. 55. Die Hirnhügel des Menschen, zum Teil nach Fr. Arnold. Links ist zugleich der untere und hintere Teil der seitlichen Hirnkammer mit dem Ammonshorn und der Vogelklaue freigelegt. *v* Vierhügel. *z* Zirbel. *th* Sehhügel. *cm* mittlere Kommissur. *sc* Hornstreif (stria cornea). *st* Streifenhügel. *fx* vorderer Teil des Gewölbes, *bk* vorderer Teil des Balkens, beide durchschnitten. *fx'* hinterer Teil des Gewölbes, zurückgeschlagen. *ci* unteres Horn des Seitenventrikels. *am* Ammonshorn. *ca* vorderes Horn, *cp* hinteres Horn des Seitenventrikels. *vk* Vogelklaue.

[1] Von vielen Anatomen wird nur der geschweifte Kern als Streifenhügel bezeichnet, der Linsenkern also nicht zu demselben gerechnet. Vormauer und Mandel sind nach der Form ihrer Zellen nicht als eigentliche Ganglienkerne, sondern als Teile der Hirnrinde zu betrachten, von dieser durch eine zwischengeschobene Markschicht getrennt.

zahlreiche aus den Vier- und Sehhügeln entspringende Markfasern ein; andere ziehen unter dem Streifenhügel nach oben, ohne dessen graue Massen zu berühren. Über den genannten Ganglienkernen strahlen dann die von unten herankommenden Markbündel nach den verschiedensten Richtungen im ganzen Umfang des Streifenhügels gegen die Hirnrinde hin aus. Diese letzte Abteilung des großen longitudinalen Faserverlaufs, der mit den Rückenmarkssträngen beginnt, dann in die Stränge des verlängerten Marks übergeht und hierauf zu den Bündeln der Hirnschenkel



Fig. 56. Querschnitt durch das Großhirn des Menschen, Ansicht von hinten, zum Teil nach Reichert. Der obere Teil der Hemisphärendecke ist weggelassen. Auf der linken Seite ist der Schnitt in der Richtung *α*, auf der rechten in der Richtung β Fig. 53 geführt. Der Schnitt links geht also durch die mittlere Kommissur und den Hirnanhang, der Schnitt rechts etwas weiter rückwärts durch den hinteren Teil des Sehhügels und des Corpus candicans. *bk* Balken. *fx* Gewölbe. *ca* vorderes Horn des Seitenventrikels. *st* Kern des Streifenhügels (geschweifter Kern). *th* Sehhügelkerne. (Man unterscheidet einen äußeren, einen inneren, den 3. Ventrikel begrenzenden, und einen oberen Kern.) *cm* mittlere Kommissur. *K* Klappdeckel. *J* Insellappen. *m* Ausstrahlungen des Stabkranzes. *lk* Linsenkern. (Auf der linken Seite sind die drei Glieder des Linsenkerns sichtbar.) *cl* Vormauer. Zwischen *cl* und dem Linsenkern liegt die äußere Kapsel des letzteren. *mk* Mandelkern. *ci* unteres Horn des Seitenventrikels. *am* Durchschnitt des Ammonshorns. *II* Sehnerv. *t* Trichter und Hirnanhang. *f* Fuß des Hirnschenkels. *sn* schwarze Substanz. *hb* Haube mit dem roten Kern. *fh* Schlitz im Unterhorn des Seitenventrikels, durch welchen ein Gefäßfortsatz in dasselbe eintritt (fissura hippocampi).

sich ordnet, ist der Stabkranz (corona radiata, *m*). Seine Anordnung wird wesentlich bedingt durch die oben geschilderten Verhältnisse, die der Bildung der Seitenventrikel zugrunde liegen. Indem die in die letzteren hereingetretenen Gefäßfortsätze den Boden bedecken, müssen die als Fortsetzungen des Hirnschenkels weiterstrahlenden Markfasern des Stabkranzes die Gefäßfortsätze an ihrer Peripherie bogenförmig umfassen, um zur Rinde zu gelangen.

Dem Vorderhirn gehören als eine letzte Abteilung die beiden Riechkolben oder Riechwindungen an. Bei den meisten Fischen so an-

sehnlich entwickelt, daß fast das ganze Vorderhirn aus ihnen besteht, treten sie in den höheren Abteilungen der Wirbeltiere, namentlich bei den Vögeln, mehr zurück, um bei den niederen Säugetieren wieder in relativ bedeutender Größe zu erscheinen. (Vgl. Fig. 37, 38, 49 und 54.) Sie bilden hier besondere Windungen, die, von der Hirnbasis ausgehend, den Stirnteil des Vorderhirns mehr oder weniger nach vorn überragen. Das Innere der Riechwindungen enthält eine Höhle, die mit den seitlichen Hirnkammern kommuniziert. Bei einigen Säugetierordnungen, nämlich bei den Cetaceen und in geringerem Grade bei den Affen und dem Menschen, verkümmern diese Gehirnteile; sie treten nun weit zurück unter das Stirnhirn, als kolbenförmige Gebilde, die an einem schmalen Stiel, dem Riechstreifen, am mittleren Teil der Hirnbasis aufsitzen (Fig. 52, S. 170). Die hier den Riechstreifen zum Ursprung dienende Fläche wird das Riechfeld oder, wegen ihrer von dem Eindringen kleiner Gefäße herrührenden siebähnlichen Beschaffenheit, die vordere durchbrochene Platte (lamina perforata anterior) genannt (*sp* Fig. 47 und 52).

Mit der vollkommeneren Entwicklung des Vorderhirns erfahren die von ihm umschlossenen Höhlen, die beiden Seitenventrikel, teils infolge des Wachstums der sie bedeckenden Hemisphärenmasse, teils durch das Auftreten besonderer Gebilde, die in die Höhle hineinragen, wesentliche Umgestaltungen. Da sich das Hemisphärenbläschen bei der Überwölbung des Zwischen- und Mittelhirns mit seiner hinter der Sylvischen Grube gelegenen Abteilung zugleich nach abwärts krümmt (Fig. 36 und 42, S. 151 und 157), so besitzt der Seitenventrikel bei den Säugetieren zwei Ausbuchtungen, Hörner genannt (cornua ventriculi lateralis), eine vordere mit gewölbter Außenwand, und eine untere, deren Ende sich zu einer Spitze verjüngt. Bei der Umwachsung des Stammhirns durch die Hemisphärenblase hat, wie schon S. 158 bemerkt, auch die ursprüngliche Kommunikationsöffnung dieser mit dem dritten Ventrikel, der Monrosche Spalt, die ganze Wachstumsbewegung der Hemisphäre mitgemacht: indem sie sich ebenfalls um den Hirnstamm zuerst nach hinten und dann nach unten biegt, fällt ihr ursprünglich oberes Ende mit der Spitze des unteren Horns zusammen. Der so auf die Vorderwand des unteren Horns fallende Teil der Spalte bildet einen Schlitz (die später zu erwähnende fissura hippocampi), der durch einen in das untere Horn eintretenden Gefäßfortsatz der weichen Hirnhaut geschlossen ist (*fh* Fig. 56). So bleibt demnach der ursprüngliche Monrosche Spalt an seinem Anfang und Ende offen, die Mitte aber wird durch Markfasern geschlossen, die den sogleich näher zu betrachtenden Teilen des Gewölbes und des Balkens angehören.

Diese Gestaltung der Seitenventrikel erfährt in dem Gehirn der Primaten (der Affen und des Menschen) noch eine weitere Veränderung, die mit der stärkeren Entwicklung des Occipitalteils der Hemisphären zusammenhängt. Indem nämlich die Außenwand des Seitenventrikels stark nach hinten wächst, ehe sie sich nach unten wendet, verlängert sich der Ventrikel selbst in der nämlichen Richtung: es bildet sich so außer dem oberen und unteren auch ein hinteres Horn (*cp* Fig. 51, S. 168). Wie schon die äußere Form des Occipitalhirns erkennen läßt, steht das nach hinten gerichtete Wachstum mit einem plötzlichen Knick stille, um nach vorn und unten sich fortzusetzen. Dies findet auch in der Form des Hinterhorns seinen Ausdruck, indem dasselbe noch mehr als das Unterhorn zu einer feinen Spitze ausgezogen ist. Bei den Affen ist das Hinterhorn kleiner als beim Menschen; bei anderen Säugetieren mit stark entwickelten Hemisphären, wie z. B. bei den Cetaceen, finden sich nur Spuren oder Anfänge eines solchen.

b. Gewölbe und Kommissurensystem.

An der vorderen Begrenzung der ursprünglichen MONROschen Spalte sind die beiden Hemisphären längs einer Linie verwachsen, die man als Grenzlamelle (lamina terminalis) bezeichnet (*bd* Fig. 43, S. 158). Indem sich nun der Hemisphärenbogen um die Achse des Zwischenhirns nach hinten wendet, wird die Grenzlamelle in entsprechender Weise gebogen. Ihr unterster und vorderster Abschnitt wird zu einem transversalen Faserband, das als vordere Kommissur die beiden Hemisphären verbindet (*k* ebend.). Im weiteren Verlauf trennen sich ihre beiden Markhälften und werden zu longitudinalen, von vorn nach hinten gerichteten Faserbändern zu beiden Seiten der Mittelspalte; ein Anfang dieser Longitudinalfasern findet sich schon bei den Vögeln, stärker entwickelt sind sie aber erst im Säugetierhirn: sie bilden hier das Gewölbe (fornix). Vorn dicht aneinander liegend divergieren die beiden Schenkel des Gewölbes nach hinten. Die Markfasern ihres vorderen Endes reichen bis an die Hirnbasis, wo sie mit dem Mark der weißen Hügelchen (corpora candicantia) zusammenhängen (Fig. 53). Die Fasern ihres hinteren Endes zerstreuen sich beim Menschen und Affen in zwei Bündel, von denen das eine, schwächere, an die Innenwand des hinteren Horns, das andere, stärkere, an die Innenwand des unteren Horns vom Seitenventrikel zu liegen kommt. Den so im Hinterhorn entstehenden Vorsprung bezeichnet man als die Vogelklaue (pes hippocampi minor), den im Unterhorn entstehenden als das Ammonshorn (pes hippocampi major, Fig. 55). Doch tragen zur Bildung dieser Erhabenheiten noch andere Teile bei, die wir sogleich kennen lernen werden. Bei den übrigen Säugetieren, bei denen es nicht

zur Entwicklung eines Hinterhorns kommt, und denen daher natürlich auch eine Vogelklaue fehlt, geht die ganze Fasermasse des Gewölbes in das Ammonshorn über[1].

Mit der Bildung des Gewölbes scheint die Entstehung eines andern Fasersystems von transversaler Richtung, das in noch höherem Grade ausschließliches Merkmal des Säugetierhirns ist, in naher Verbindung zu stehen. Bei den Monotremen und Beuteltieren nämlich kommen aus dem Ammonshorn Fasern hervor, welche die in dasselbe eintretenden Fasern des Gewölbes bedecken und über dem Zwischenhirn zur entgegengesetzten Hirnhälfte treten, um sich hier ebenfalls in das Ammonshorn einzusenken. Die so entstandene Querkommissur der beiden Ammonshörner ist die erste Anlage des Balkens (corpus callosum). Bei den implazentalen Säugetieren, bei denen in dieser Weise der Balken auf eine bloße Querkommissur zwischen den beiden Ammonshörnern beschränkt bleibt, ist die vordere Kommissur, ebenso wie bei den Vögeln, sehr stark, zwischen ihr und dem Balken bleibt aber ein freier Raum. Bei den plazentalen Säugetieren treten zu dieser Kommissur der Ammonshörner weitere transversale Faserzüge hinzu, die in das übrige Hemisphärenmark ausstrahlen. Sie entwickeln sich zuerst am vorderen Ende des künftigen Balkens, so daß die Ausbildung des letzteren von vorn nach hinten fortschreitet. Zugleich nimmt die vordere Kommissur an Stärke ab und tritt mit dem vorderen Ende des Balkens, dem sogenannten Schnabel (rostrum), durch eine dünne, ebenfalls transversale Marklamelle in Verbindung (Fig. 53 *ca*). Durch diese Verbindung der vorderen Kommissur mit dem Balkenschnabel wird die Longitudinalspalte des großen Gehirns nach vorn geschlossen. Zwischen dem breiten hinteren Ende des Balkens, dem Wulst (splenium), und der oberen Fläche des Kleinhirns bleibt aber ein enger Zugang, durch den der dritte Ventrikel nach außen mündet (dieser Zugang ist in Fig. 53 zwischen der Zirbel und dem Balkenwulst als dunkel gehaltene Partie sichtbar). Er geht zu beiden Seiten in enge Spalten über, die in die Seitenventrikel führen: es ist dies der Rest jenes vorderen Deckenrisses, durch den die Gefäßhautfortsätze in die drei vorderen Hirnkammern eintreten (S. 157 f.).

Bei den meisten Säugetieren bildet die Ammonskommissur noch fortan

[1] Über die Frage, ob die Affen gleich dem Menschen ein hinteres Horn des Seitenventrikels und einen pes hippocampi minor besitzen, ist ein ziemlich unfruchtbarer Streit zwischen Owen, der diese Teile im Affengehirn leugnete, und Huxley geführt worden. Vgl. Huxley, Zeugnisse für die Stellung des Menschen in der Natur, deutsch von Carus, 1863, S. 128. Schon die älteren Autoren über das Affengehirn, wie Tiedemann (Icones cerebri, p. 54), bilden das hintere Horn ab. Owen selbst beschreibt in seinem späteren Werk den Anfang eines solchen beim Delphin (Anatomy of vertebrates, vol. III, p. 120). Die Vogelklaue existiert, wie Huxley gezeigt hat, bei den anthropoiden Affen, ähnlich wie auch das Hinterhorn, nur schwächer entwickelt als beim Menschen.

einen verhältnismäßig großen Teil des ganzen Balkens (*bk* Fig. 57 *A*). Da ferner bei ihnen das Occipitalhirn wenig entwickelt ist und gleichzeitig die vorderen Hirnganglien, die Seh- und Streifenhügel, an Masse weit unbedeutender sind, so ist das Ammonshorn bis an den Ursprung des Gewölbes herangerückt. Das letztere zerfällt aber jederseits sogleich in zwei Abteilungen, von denen die eine vorn, die andere hinten das Ammonshorn umfaßt (*f* und *f'* Fig. 57 *B*)[1]. Eine reichere Entwicklung zeigt jedoch das Gewölbe erst bei den höheren Säugetieren. Bei ihnen breiten

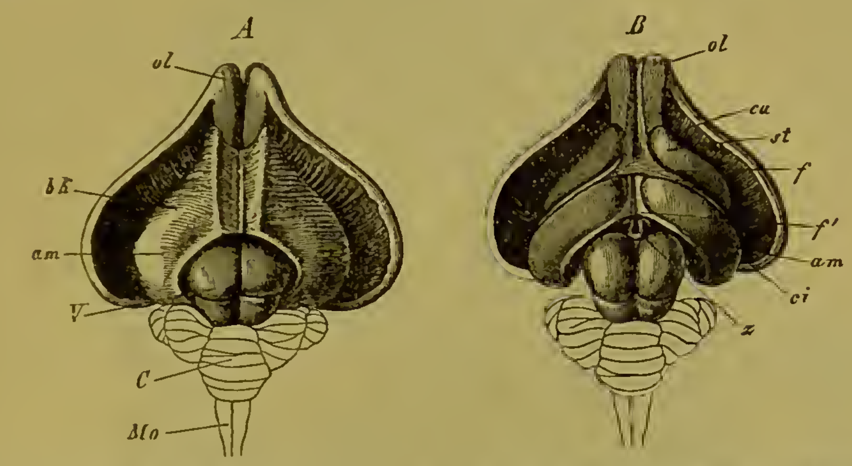


Fig. 57. Anatomie des Kaninchengehirns. In *A* ist die Hemisphärendecke zurückgeschlagen, so daß der Balken vollständig sichtbar wird. In *B* sind durch Entfernung des Balkens die seitlichen Hirnkammern geöffnet. *Mo* verl. Mark. *C* Kleinhirn. *V* Vierhügel. *z* Zirbel. (In *B* ist zur Seite von *z* der Anfang der von den Ammonshörnern bedeckten Sehhügel sichtbar.) *am* Ammonshorn. *bk* Balken. (Nach vorn von der Linie *bk* liegt der in das Hemisphärenmark übergehende Teil des Balkens, dessen Faserkreuzung mit den Stabkranzbündeln sichtbar ist; hinter *bk* beginnt die Ammonskommissur.) *ol* Riechkolben. *ca* Vorderhorn des Seitenventrikels. *st* Streifenhügel. *f* vorderer, *f'* hinterer Teil des Gewölbes. *ci* Unterhorn des Seitenventrikels.

sich dann zwischen dem Balken und den unter ihm hinziehenden Schenkeln des Gewölbes zwei dünne, senkrechte Marklamellen aus, die einen engen spaltförmigen Raum zwischen sich lassen: die durchsichtigen Scheidewände (septa lucida, *sp* Fig. 53). Diese bewirken samt dem Gewölbe den Verschluß der seitlichen Hirnkammern nach innen; nur der Anfang der MONROschen Spalte bleibt hinter dem vorderen Anfang der Gewölbeschenkel als MONROsche Öffnung bestehen (*mo* Fig. 53, vgl. *i* Fig. 43, S. 158). Zwischen den beiden Seitenhälften der durchsichtigen Scheidewand bleibt ferner ein spaltförmiger, nach hinten mit dem dritten Ventrikel kommunizierender Hohlraum, der ventriculus septi lucidi. Die Ausstrahlungen des Balkens bilden die Decke und einen Teil der äußeren

[1] In der menschlichen Anatomie wird derjenige Teil des Balkens, der die beiden Ammonshörner verbindet, als Psalterium bezeichnet.

Wand der seitlichen Hirnkammern; sie umgeben die Außenfläche des Linsenkerns, als äußere Kapsel desselben, und sie kreuzen sich in ihrem Verlauf nach der Hirnrinde, in der sie endigen, überall mit den Fasern des Stabkranzes, ausgenommen in ihrer hinteren Abteilung, die den Ammonshörnern und ihrer Umgebung zugehört, Teilen, in die keine

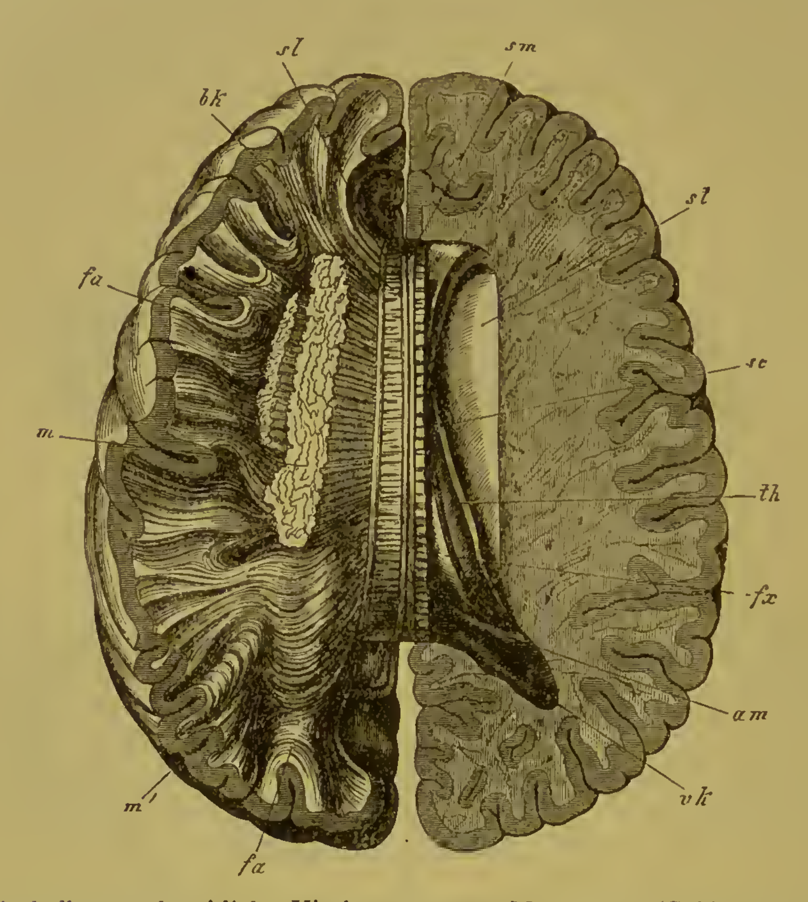


Fig. 58. Hirnbalken und seitliche Hirnkammer vom Menschen. (Gehirn in Alkohol gehärtet.) Auf der linken Seite ist die Hemisphärendecke so weit entfernt, daß der mittlere Teil des Balkens frei liegt, dann sind die Faserungen desselben in das Hemisphärenmark dargestellt. Auf der rechten Seite ist ein Schnitt geführt, der den Seitenventrikel von oben öffnet. *bk* Balken. *sm* mittlerer Längsstreif oder Balkennaht (stria media). *sl* seitlicher Längsstreif oder bedecktes Band (taenia tecta), zur Bogenwindung gehörig. *m* Kreuzung der Balkenstrahlung mit der Faserung des Stabkranzes. *m'* hinterer ungekreuzter Teil der Balkenstrahlung. [Bei *m'* schlägt sich derselbe nach unten, um die äußere Wand des Hinterhorns, die Balkentapete (*tp* Fig. 51), zu bilden.] *fa* Bogenfasern (fibrae arcuatae), welche die Rindenteile benachbarter Windungen miteinander verbinden. *st* Streifenhügel. *sc* Hornstreif. *th* Sehhügel (großenteils verdeckt durch die folgenden Teile). *fx* Gewölbe. *am* Ammonshorn. *vk* Vogelklaue.

Stabkranzfasern eindringen. Diese hintere Abteilung des Balkens bleibt bei den niederen Säugetieren eine reine Kommissur der Ammonshörner (Fig. 57 *A*), bei den Primaten aber scheidet sie sich in zwei Teile, in einen inneren, der in das Ammonshorn und die Vogelklaue (*am* und *vk* Fig. 55) übergeht, und in einen äußeren, der sich vor den zur Rinde des

Occipitalhirns tretenden Stabkranzfasern nach unten umschlägt (*m'* Fig. 58), um die Außenwand des hintern Horns vom Seitenventrikel zu bilden: man bezeichnet ihn hier als Balkentapete (*tp* Fig. 51, S. 168).

Die nämliche Richtung, die das Gewölbe, der aus der vorderen Grenzlamelle des MONROschen Spaltes hervorgegangene Faserzug, einschlägt, teilt sich bei der Umwachsung des Stammhirns durch den Hemisphärenbogen auch dem unmittelbar vor jener Grenzlamelle gelegenen Teil der Hemisphärenwand mit. Aber während das Gewölbe wegen der anfänglichen Verwachsung nicht von grauer Rinde überzogen ist, bleibt jener ursprünglich nicht verwachsene Teil, der nachher infolge der Hemisphärenwölbung über das Gewölbe zu liegen kommt, an seiner medianen Seite von Rinde bedeckt. Nachdem der Durchbruch des Balkens erfolgt ist, wird er durch diesen vom Gewölbe getrennt und bildet nun eine den Balken bedeckende longitudinale Hirnwindung, die Bogenwindung oder Zwinge (gyrus fornicatus, cingulum, *Gf* Fig. 53, S. 172). Bei solchen Säugetieren, bei denen der Stirnteil des Vorderhirns relativ wenig entwickelt und die Bogenwindung stark ist, tritt ihr Anfang vorn unmittelbar hinter der Basis der Riechstreifen zutage. Hinten kommt die Bogenwindung, nachdem sie sich um den Balken herumgeschlagen, ebenfalls an der Hirnbasis zum Vorschein; sie geht hier in eine nach hinten von der Sylvischen Spalte gelegene und die Medianspalte begrenzende Windung über, die als Ammonswindung (gyrus hippocampi) die Außenwand des Ammonshorns bildet (*H* Fig. 53). An der Grenze des Balkens hört der Rindenbeleg auf; die untere dem Balken zugekehrte Fläche der Bogenwindung ist daher rein markig. Nur im hinteren Abschnitt derselben hat sich ein schmaler, von der übrigen Rinde isolierter Streifen grauer Substanz erhalten, der als graue Leiste (fasciola cinerea) bezeichnet wird und unmittelbar den Balken bedeckt (*fc* Fig. 59). Die weißen Longitudinalfasern der Bogenwindung, denen die graue Leiste aufsitzt, sind während des ganzen Verlaufs derselben von dem übrigen

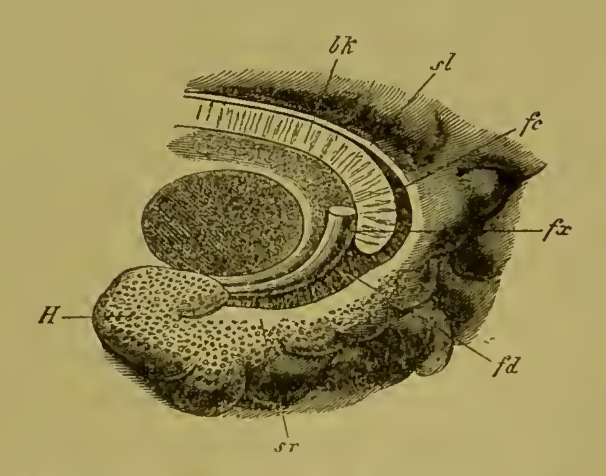


Fig. 59. Die Ammonswindung mit den angrenzenden Teilen des Balkens und Gewölbes vom Menschen. *bk* Balken. *sl* bedecktes Band. *fc* graue Leiste (fasciola cinerea). *fd* gezahnte Binde (fascia dentata), Fortsetzung der grauen Leiste. *fx* unteres Ende des Gewölbes. *H* Ammonswindung (lobus hippocampi). *sr* netzförmige Substanz (substantia reticularis alba).

Mark getrennt, so daß sie bei der Ablösung vom Balken nebst der sie in ihrem hinteren Abschnitt überziehenden grauen Leiste als ein weißer Markstreifen, das bedeckte Band (taenia tecta) genannt, auf dem Balken sitzen bleiben (*sl* Fig. 58 und 59). Die Trennung des bedeckten Bandes und der grauen Leiste von der übrigen Mark- und Rindensubstanz der Bogenwindung erhält dadurch ihre Bedeutung, daß jene Gebilde auch beim Übergang der Bogen- in die Ammonswindung getrennt bleiben[1]. Mark und Rinde der Bogenwindung gehen nämlich unmittelbar in Mark und Rinde des gyrus hippocampi über, so daß beide eigentlich eine einzige Windung bilden, deren beide Teile sich nur dadurch unterscheiden, daß der gyrus fornicatus an seiner unteren, dem Balken zugekehrten Fläche nicht von Rinde belegt ist, während sich beim Übergang in den gyrus hippocampi die Rinde wieder über die ganze Oberfläche ausbreitet. An der Stelle nun, wo die Bogenwindung den Balkenwulst verlassend zum gyrus hippocampi wird, und wo demnach die bisher nur die innere Oberfläche überziehende Rinde auf die untere sich ausdehnt, trennt sich das bedeckte Band von dem übrigen Mark der Windung, indem es auf der Oberfläche der Rinde des gyrus hippocampi zutage tritt. Hierdurch muß sich aber auch die graue Leiste, die das bedeckte Band unten überzieht, von der übrigen Rinde trennen, da das bedeckte Band zwischen beiden sich ausbreitet. An dieser Stelle ist also die Hirnrinde von einer weißen Markschicht und die letztere abermals von grauer Rinde bedeckt, wobei aber diese oberflächlichsten aus dem bedeckten Band und der grauen Leiste stammenden Schichten örtlich beschränkt bleiben, da sie nur den gyrus hippocampi und diesen nicht einmal vollständig überziehen. Beide verhalten sich übrigens in ihrer Ausbreitung verschieden. Das Mark des bedeckten Bandes breitet sich über die ganze Rinde des gyrus hippocampi als eine äußerst dünne netzförmig durchbrochene Schicht aus, sie bildet so als stratum reticulare die einzige weiße Markausbreitung auf der Rindenoberfläche der Hemisphären (*sr* Fig. 59, s. a. *H* Fig. 53, S. 172). Die graue Leiste aber behält ihr bandförmiges Ansehen, sie überzieht nicht die ganze Markstrahlung des bedeckten Bandes, sondern nur jene Stelle derselben, die in der den gyrus hippocampi nach innen begrenzenden Furche liegt; wegen der äußeren Form, die sie an dieser Stelle ihres Verlaufes hat, wird sie hier als gezahnte Binde (fascia dentata) bezeichnet (*fd* Fig. 59). Jener Furche, die den gyrus hippocampi nach innen begrenzt, entspricht nun am unteren Horn des Seitenventrikels das in dessen Höhle vorspringende Ammonshorn. So wird die Bildung des

---

[1] Nicht zur Bogenwindung, sondern zum Balken selbst wird der die sogenannte Balkennaht bildende mittlere Längsstreif (*sm* Fig. 58) gerechnet.

Ammonshorns, zu der, wie wir oben gesehen haben, Fasern des Gewölbes und des Balkens beitragen, durch den Anteil, den die verschiedenen Teile der Bogenwindung an ihr nehmen, vollendet. Der markige Beleg, der die Kammeroberfläche des Ammonshorns überzieht, wird durch die Fasern des Gewölbes und des Balkens gebildet (Fig. 60). Darauf folgt als erste graue Schicht die Rinde des gyrus hippocampi (*r*), nach außen von ihr kommt als zweite Markschicht die Fortsetzung des bedeckten Bandes oder die auf der Rinde des gyrus hippocampi ausgebreitete substantia reticularis (*H*), und auf sie endlich folgt als zweite graue Schicht die gezahnte Binde, die Fortsetzung der grauen Leiste (*fd*). Letztere erstreckt sich wie gesagt nur in die dem Ammonshorn entsprechende Furche hinein. In dieser findet zugleich die Lage der retikulären Substanz ihre innere Grenze; an der Stelle, wo dies der Fall ist, hängt die graue Schicht der gezahnten Binde mit der Rinde des gyrus hippocampi zusammen, so daß hier die beiden grauen Lagen, die das Ammonshorn ausfüllen, ineinander übergehen. Gerade da, wo dieser Übergang stattfindet, endet der innere markige Überzug des Ammonshorns mit einem freien umgeschlagenen Saume, der Fimbria (*fi*).

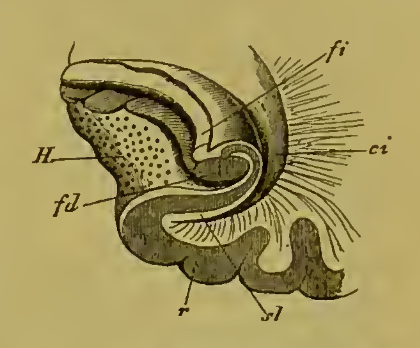


Fig. 60. Die Ammonswindung mit dem Ammonshorn auf einem Querschnitt, vom Menschen. *ci* unteres Horn des Seitenventrikels. *r* graue Rinde der Hakenwindung. *H* Hakenwindung mit der weißen netzförmigen Substanz. *fd* äußere graue Schicht des Ammonshorns (fascia dentata). *sl* innerer weißer Überzug des Ammonshorns, Fortsetzung der stria longitudinalis, *fi* umgeschlagener Saum dieser Schicht (fimbria).

c. Entwicklung der äußeren Gehirnform.

Während das Gehirn im Laufe seiner Entwicklung allmählich in die Teile sich gliedert, die wir kennen gelernt haben, erfährt seine äußere Form Umwandlungen, deren schließliches Resultat teils von der Stufe der Entwicklung, die das betreffende Gehirn überhaupt erreicht, teils von dem relativen Wachstum der einzelnen Teile abhängt. Bei den niedersten Wirbeltieren entfernt es sich wenig von jener einfachsten embryonalen Form, die mit der Scheidung des primitiven Hirnbläschens in seine fünf Abteilungen gegeben ist. Fast alle Formverschiedenheiten beruhen hier auf der relativen Größe dieser Abteilungen; außerdem ist nur noch die Entwicklung der aus dem Vorderhirn hervorgewachsenen Riechkolben von formbestimmendem Einflusse. Eine größere Mannigfaltigkeit der Gestaltung ergibt sich bereits, sobald die Mantelgebilde den Hirnstamm zu umwachsen beginnen. Die Bedeckung der Zwei- oder Vierhügel und des Kleinhirns durch die

Großhirnhemisphären, des verlängerten Marks durch das Kleinhirn, der Grad der Kopfkrümmung bringen nun eine Reihe von Formeigentümlichkeiten hervor, denen sich als weitere die äußere Gestalt der Hemisphären, die Entwicklung oder der Mangel der Seitenteile des Kleinhirns, das hiermit zusammenhängende Hervortreten gewisser Kerngebilde, wie der Oliven, an der medulla oblongata, sowie die Entwicklung einer Varolsbrücke hinzugesellen.

An allen Säugetierhirnen ist die Stelle, wo die Großhirnhemisphäre ursprünglich dem Hirnstamm aufsitzt, durch die Sylvische Grube bezeichnet (*S* Fig. 42, S. 157). Indem sich die Ränder dieser Grube entgegenwachsen, geht sie bei allen höheren Säugetieren in eine tiefe Spalte, die Sylvische Spalte (fissura Sylvii), über. Diese zieht im allgemeinen schräg von hinten und oben nach vorn und unten; ihre Richtung weicht um so mehr von der vertikalen ab, je stärker sich das Occipitalhirn entwickelt und die nach hinten gelegenen Teile überwächst (Fig. 61). Eine eigentümliche Gestaltung erfährt diese Spalte endlich bei der höchsten Säugetierordnung, den Primaten. Bei ihnen nimmt schon im Anfang des Embryonallebens die infolge der Umwachsung des Stammhirns durch die Hemisphären gebildete Grube durch die gleichzeitige Entwicklung des Frontal- und Occipitalhirns ungefähr die Form eines Dreiecks an, dessen Basis nach oben gekehrt ist. Die Grube schließt sich dann, indem ihre Ränder von vorn, oben und hinten sie überwachsen, zu einer gabelförmigen Spalte (*S* Fig. 62), an welcher man einen vorderen und einen hinteren Schenkel (s_1 und s_2) unterscheidet. (Vgl. auch Fig. 65.) Der zwischen den beiden Gabeln der Spalte gelegene, die ursprüngliche Grube von oben her deckende Hemisphärenteil (*K*) heißt der Klappdeckel (operculum). Schlägt man den Klappdeckel zurück, so sieht man, daß der unter ihm gelegene Boden der Sylvischen Grube emporgewölbt und, gleich der übrigen Oberfläche der Hemisphäre, durch Furchen in eine

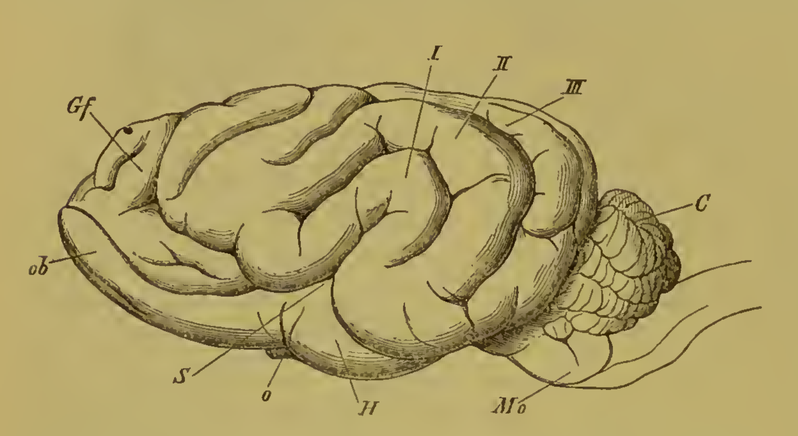


Fig. 61. Hundegehirn in der Seitenansicht. *Mo* verl. Mark. *C* Kleinhirn. *S* Sylvische Spalte. *ob* Riechlappen. *Gf* Bogenwindung, hinter dem Riechlappen an die Oberfläche tretend. *H* Ammonswindung (lobus hippocampi). *o* Nerv. opticus. *I*, *II*, *III* erste, zweite und dritte typische Windung des Karnivorengehirns.

Anzahl von Windungen geteilt ist. Den so wegen seiner eigentümlichen Lage versteckten und isolierten Gehirnabschnitt nennt man den versteckten Lappen oder die Insel (lobus opertus, insula Reilii, Fig. 56 *J*, S. 175). Die beiden Schenkel der Sylvischen Spalte benutzt man in der Regel, um die Hemisphären des Primatengehirns in einzelne Regionen zu trennen. Den nach vorn vom vorderen Schenkel gelegenen Teil nennt man den Stirnlappen (*F* Fig. 62), den von beiden Schenkeln eingefaßten Raum den Scheitellappen (*P*), die hinter der Sylvischen Spalte gelegene Region den Hinterhauptslappen (*O*), den unter ihr gelegenen Hirnteil den Schläfelappen (*T*). An der Konvexität des Gehirns gehen diese Lappen ohne scharfe Grenzen ineinander über.

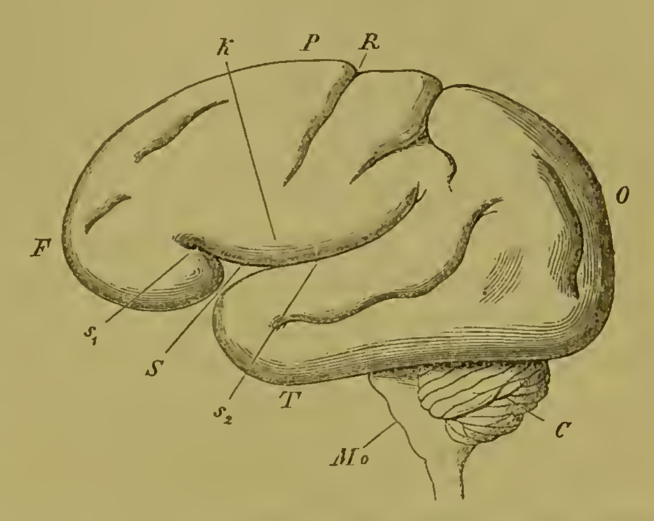


Fig. 62. Gehirn eines 7monatlichen menschlichen Fötus in der Seitenansicht. *Mo* verl. Mark. *C* Kleinhirn. *S* Sylvische Spalte. s_1 vorderer, s_2 hinterer Schenkel derselben. *K* Klappdeckel. *R* Rolandoscher Spalt. *F* Stirnlappen. *P* Scheitellappen. *O* Hinterhauptslappen. *T* Schläfelappen.

Wie die Sylvische Spalte die ganze Außenfläche der Hemisphäre in mehrere Abschnitte trennt, so sind nun noch einige Teile des Großhirns durch Furchen oder Spalten gegen ihre Umgebung abgegrenzt. So gibt sich der über dem Balken von vorn nach hinten und dann um den Balkenwulst nach unten ziehende longitudinale Faserzug, die Bogenwindung, durch Furchen zu erkennen, die ihn von den umgebenden Teilen sondern (Fig. 53 *Gf*). Namentlich ist bei allen Säugetieren an der medianen Oberfläche der Hemisphäre der Rand sichtbar, mit welchem sich die Bedeckung des inneren Teils der Bogenwindung in das untere Horn des Seitenventrikels umschlägt (fissura hippocampi, Fig. 56 *fh*); bei den meisten ist außerdem die Bogenwindung während ihres Verlaufs über dem Balken nach oben hin durch eine longitudinale Furche (sulcus callosomarginalis, *C* Fig. 53) begrenzt. Ebenso ist an der Basis des Vorderhirns der Riechkolben oder die Riechwindung fast immer nach innen und nach außen durch Furchen geschieden (sulcus ento- und ectorhinalis), die übrigens am menschlichen Gehirn in eine einzige zusammenfließen (*sr* Fig. 52). Alle diese Spalten und Furchen sind somit teils durch das Wachsen der Hemisphäre um ihre Anheftungsstelle am Zwischenhirn

(fissura Sylvii), teils durch den Verschluß der äußeren Spalte des unteren Horns (fissura hippocampi), teils durch den Verlauf bestimmter, an der medianen und unteren Fläche der Hemisphäre hervortretender Markbündel (fissura calloso-marginalis, ento- und ectorhinalis) verursacht. Da nun die zugrunde liegenden Strukturverhältnisse den verschiedenen Säugetierordnungen gemeinsam sind, so sind auch jene Vertiefungen, sobald sie überhaupt auftreten, durchaus konstant in ihrem Verhalten.

Minder gleichförmig verhalten sich andere Furchen, die dem Hirnmantel der höheren Säugetiere ein vielfach gefaltetes Ansehen geben. Die Oberfläche des Klein- und Großhirns wird durch diese Furchen in zahlreiche Windungen (gyri) eingeteilt, die am Kleinhirn, an dem sie schmale, auf dem Markkern senkrecht stehende Leisten von meist transversaler Richtung bilden, im allgemeinen regelmäßiger geordnet sind, am Großhirn aber, wo sie den Darmwindungen einigermaßen ähnlich sehen, oft weniger deutlich ein bestimmtes Gesetz erkennen lassen. Die gemeinsame Ursache dieser Faltungen liegt augenscheinlich in dem verschiedenen Wachstumsverhältnis der Hirnrinde und der in sie eintretenden Markstrahlung. Wenn ein Körper an Masse zunimmt, so wächst bekanntlich seine Oberfläche langsamer als sein Voluminhalt. Da nun aber die Zellen der Hirnoberfläche die Fasern der Markmasse aufnehmen, so ist hier im allgemeinen eine Proportionalität zwischen Oberfläche und Inhalt gefordert, die während des ganzen Wachstums annähernd konstant bleibt. Daraus folgt von selbst, daß die Rinde sich falten muß, wenn sie mit der Zunahme des Marks gleichen Schritt halten soll; und dem entspricht es, daß in der Tierreihe und ebenso im Laufe der individuellen Entwicklung mit der Größe des Gehirns die Faltung seiner Oberfläche zunimmt.

Die Faltung des Kleinhirns tritt in ihrer einfachsten Form bei den Vögeln auf, deren Cerebellum der Seitenteile entbehrt und daher von oben gesehen als ein unpaares Gebilde von annähernd kugel- oder eiförmiger Gestalt erscheint. Die Oberfläche dieses Organs ist nun in transversale Falten gelegt, die annähernd Kreisen oder Ellipsen entsprechen, die in einer durch den Mittelpunkt der Kugel oder des Ovoids gelegten transversalen Achse sich schneiden: die letztere ist daher in diesem Fall die gemeinsame Aufrollungsachse für alle an der Oberfläche sichtbaren Falten (Fig. 49 *A*, S. 166). Durchschneidet man das Organ senkrecht zur Richtung dieser Achse, so zeigt sich, daß die Tiefe der die einzelnen Erhebungen trennenden Furchen wechselt, indem je eine Gruppe von zwei bis drei Leisten, die voneinander durch seichtere Furchen begrenzt sind, durch tiefere von ihrer Umgebung sich scheidet (Fig. 40 *B*, S. 154). Bei den Säugetieren wird die Faltung verwickelter, indem eine größere Zahl leistenförmiger Erhebungen zu einer durch tiefere Furchen

gesonderten Gruppe zusammentritt. Außerdem sind dann mehrere solche Gruppen durch trennende Spalten zu größeren Lappen vereinigt. So kommt es, daß die meisten Windungen in der Tiefe der größeren Falten liegen und nur die Endlamellen auf der Oberfläche erscheinen; auf Durchschnitten entsteht hierdurch jenes Bild eines sich in Zweige und Blätter entfaltenden Baumes, das die alten Anatomen mit dem Namen des Lebensbaumes belegten (*av* Fig. 50, S. 167, *W* Fig. 53, S. 172). Zudem erheben sich nun neben dem mittleren Teil oder Wurm größere symmetrische Seitenhälften. Wo diese, wie z. B. beim Menschen, eine verhältnismäßig regelmäßige Anordnung der Windungen darbieten, da sind die letzteren ebenfalls vorwiegend transversal gerichtet. Doch verlassen sie diese Richtung gegen den vorderen und hinteren Rand, um allmählich in schräge und selbst longitudinale Bogen überzugehen, die gegen diejenige Stelle konvergieren, wo die Seitenteile an dem Wurm aufsitzen (Fig. 50). Bei vielen Säugetieren kommen übrigens, namentlich an den Seitenteilen, größere Abweichungen in dem Verlauf der Faltungen vor, die sich einer bestimmten Regel nicht mehr fügen; solche sind besonders bei großem Windungsreichtum des Organs zu beobachten. Auch am kleinen Gehirn des Menschen gibt es einzelne durch größere Spalten isolierte Abteilungen, an denen der Verlauf der Windungen von der im ganzen eingehaltenen Regel mehr oder minder abweicht[1].

Die Oberfläche des großen Gehirns ist nur bei der höchsten Wirbeltierklasse durch Faltungen vergrößert; auch bei den Säugetieren zeigen aber die niedersten Ordnungen bloß die schon früher besprochenen Furchen und Windungen (Sylvische Spalte, sulcus hippocampi usw.), die auf anderen Ursachen beruhen als die übrigen Faltenbildungen. Sobald die letzteren erscheinen, halten sie nun bis hinauf zu den Primaten im wesentlichen die nämliche Regel ein. Alle Furchen und Windungen, die von vorn nach hinten ziehen, verlaufen nämlich nahezu parallel der Medianspalte, und meist sind sie zugleich im Bogen um die Sylvische Spalte gekrümmt. (Vgl. Fig. 61, S. 184 *I*, *II*, *III*.) Wie die Hemisphären von vorn nach hinten den Hirnstamm umwachsen, so sind demnach auch die Windungen von vorn nach hinten gerichtet und zugleich um die Anheftungsstelle am Zwischenhirn im selben Sinne gebogen. Die Stärke dieser Krümmung ist durch die Tiefe und Ausdehnung der Sylvischen Grube oder Spalte bedingt. Die Zahl der Längsfalten, die so an der Oberfläche des Großhirns bemerkt werden, variiert im allgemeinen in

---

[1] Hierher gehört namentlich die Flocke (*fl* Fig. 52, S. 170), ein kleiner, federähnlicher Auswuchs am hinteren Rand des Brückenschenkels, und die Tonsille (*to* ebend.), ein die medulla oblongata deckender eiförmiger Wulst zwischen dem unteren Wurm und den Seitenteilen.

den verschiedenen Säugetierordnungen zwischen zwei und fünf. Manchmal münden einzelne an irgend einer Stelle ihres Verlaufs mit einer benachbarten Falte zusammen, und häufig treten schwächere sekundäre Falten hinzu, welche die erste Richtung kreuzen. Auf diese Weise entstehen unregelmäßige Schlängelungen, die jenes Gesetz des Verlaufs mehr oder minder verdecken können. Wesentlich anders verhält sich die Faltenbildung bei den meisten Säugetieren am vorderen Teil des Gehirns. Etwas nach vorn von der Sylvischen Spalte nämlich geht der longitudinale Windungszug entweder allmählich oder plötzlich in einen annähernd transversalen über, wobei zugleich die auftretenden Querfurchen häufig radiär gegen die Sylvische Spalte gestellt sind. Diese Furchenbildung am vorderen Teil des Gehirns steht damit im Zusammenhang, daß bei allen Säugetieren, mit Ausnahme der Cetaceen und Primaten, derjenigen Ordnungen, bei denen die Riechwindungen mehr oder weniger verkümmert sind, am Vorderteil des Gehirns die Bogenwindung zur Oberfläche tritt und an dieser Stelle durch eine quer oder schräg gestellte Furche von den dahinterliegenden Windungen geschieden ist, während sie nach vorn unmittelbar in die Riechwindung übergeht, von der sie abermals durch eine meistens seichtere Querfurche gesondert ist (Fig. 61 *Gf*). Die Stelle, wo die Bogenwindung zutage tritt, liegt zuweilen sehr nahe an der vorderen Hirngrenze: so bei den Karnivoren, bei denen sich diese Windung stark in die Breite entwickelt, so daß sie mit der Riechwindung ganz den dem Frontalhirn entsprechenden Platz einnimmt. In anderen Fällen liegt jene Stelle weiter zurück, und es pflegt dann der frei liegende Teil der Bogenwindung mehr in die Länge als in die Breite entwickelt zu sein, so daß er nur einen schmalen Raum seitlich vom vorderen Teil der Längsspalte ausfüllt. Doch nicht bloß diejenigen Falten, die von dem Hervortreten der Bogen- und Riechwindung herrühren, sind quer gerichtet; auch die übrigen auf diesen vorderen Teil des Gehirns sich erstreckenden Furchen nehmen dieselbe transversale Richtung an. Dabei können entweder die nämlichen Falten, die an der Occipitalfläche die longitudinale Richtung besitzen, vorn in die transversale umbiegen, oder es können plötzlich die Längsfurchen unterbrochen werden und Querfurchen an ihre Stelle treten. Für das erstere Verhalten ist das durch die Regelmäßigkeit und Symmetrie seiner Windungen ausgezeichnete Karnivorengehirn ein augenfälliges Beispiel (Fig. 61); dem zweiten Typus folgen die meisten anderen windungsreicheren Säugetierhirne, wobei übrigens immerhin einzelne der Längsfurchen oft in Querfurchen sich fortsetzen. Meistens sind es zwei Hauptfurchen, die so entweder vollkommen selbständig oder nach rückwärts in Längsfurchen übergehend den Frontalteil des Gehirns transversal durchziehen; zu ihnen

kommt dann noch die hintere Begrenzungsfurche der Bogenwindung, sowie die Furche zwischen Bogen- und Riechwindung, so daß die Gesamtzahl der vorderen Querfurchen meistens auf vier sich beläuft[1].

Sowohl die longitudinalen wie die transversalen Falten sind gewöhnlich nur an der oberen und äußeren Fläche der Hemisphären sichtbar. Die Basis des Großhirns pflegt ganz und gar von den bereits früher besprochenen Furchen und Windungen eingenommen zu sein, vorn von der Riechwindung und hinten von dem lobus hippocampi (Fig. 61 *ob*, *H*), neben denen höchstens ein schmaler Saum sichtbar bleibt, der den äußersten Windungen der Hirnoberfläche angehört. Auf dem medianen Durchschnitt erblickt man bei den meisten Gehirnen nur die Bogenwindung und ihre Fortsetzung, nach hinten in den hippokampischen Lappen, nach vorn in die Riechwindung (Fig. 63). Nur wo diese Gebilde mehr zurücktreten, wie am Gehirn der Cetaceen, der Affen und des Menschen, kommen die Windungszüge der Oberfläche zum Teil auch hier zum Vorschein. Diese Gehirne zeigen aber noch in anderer Beziehung bedeutende Abweichungen von dem allgemeinen Furchungsgesetz des Säugetierhirns. Bei den Cetaceen, deren periphere und zentrale Geruchsorgane gänzlich verkümmern, bleibt die Bogenwindung in der Tiefe verborgen, und eine Riechwindung existiert nicht. Die Hauptfurchen der Oberfläche ziehen in der ganzen Länge des außerordentlich in die Breite entwickelten Gehirns longitudinal von vorn nach hinten, wie es bei den übrigen Säugetieren nur am Occipitalteil der Fall ist.

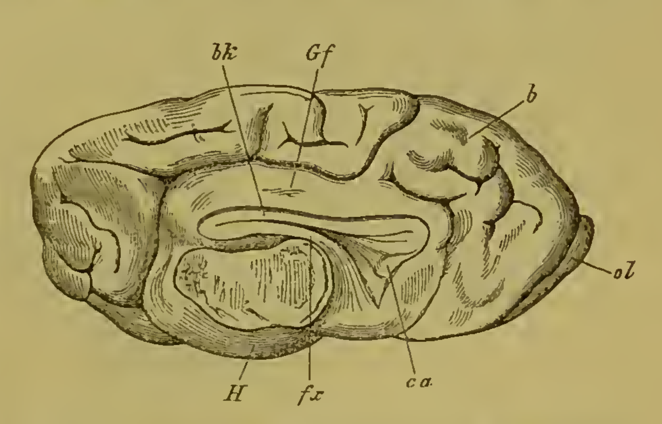


Fig. 63. Gehirn eines Hundes auf dem Medianschnitt. Linke Hemisphäre. *Gf* Bogenwindung. *b* vorderer, zur Oberfläche tretender Teil derselben. *ol* Riechwindung. *H* Ammonswindung. *bk* Balken. *fx* Gewölbe. *ca* vordere Kommissur.

Einem gemeinsamen, von dem der übrigen Säugetiere abweichenden Entwicklungsgesetz folgt endlich die Furchung des Primatengehirns. Bei ihm bleibt die Riechwindung, die ganz auf einen Riechkolben reduziert ist, an der Basis des Gehirns verborgen. Die Bogenwindung tritt zwar an die Oberfläche hervor, aber dies geschieht nicht am Frontal-, sondern

[1] In der 1.—3. Aufl. des vorliegenden Werkes sind diese Verhältnisse an einer Reihe von Säugetiergehirnen erläutert. Vgl. 3. Aufl. Fig. 48, S. 86.)

am Occipitalteil. Hier entsendet der gyrus fornicatus, während er um den Balkenwulst sich umschlägt, um in die Hakenwindung überzugehen, einen Ausläufer zur Oberfläche, der sich in zwei Läppchen, den sogenannten Zwickel und Vorzwickel (cuneus und praecuneus) spaltet (*Pr*, *Cn* Fig. 64). Dieser Ausläufer kommt inselförmig an der Oberfläche zum Vorschein, denn nach vorn und hinten ist er von anderen Windungen umgeben, gegen die Zwickel und Vorzwickel häufig durch Furchen begrenzt sind: ebenso sind dieselben voneinander durch eine tiefe Querfurche, die senkrechte Hinterhauptsfurche, getrennt (*O*). Ein ähnlicher transversaler Verlauf der Falten waltet nun am ganzen Occipitalteil des Gehirns vor, von der Stelle an, die dem Stiel der Sylvischen Spalte entspricht, bis zur Hinterhauptsgrenze. Nach vorn ist die Hauptfurche, die in querer Richtung von oben nach unten verläuft, der ROLANDOsche Spalt oder die Zentralfurche (*R* Fig. 65); vor und hinter ihr bemerkt man am Gehirn des Menschen und der höheren Affen eine Querfalte, die vordere und hintere Zentralwindung (*VC*, *HC* Fig. 65); beide sind durch kürzere Querfurchen von ihrer Umgebung, jene von den Stirnwindungen, diese vom Vorzwickel, geschieden. Eine letzte, tiefgehende Querfurche sieht man endlich an der hinteren Grenze des Occipitalhirns: es ist die horizontale Occipitalfurche, die sich zwischen dem Zwickel und den an die Hirnbasis herabtretenden Windungen einsenkt (*O'*). Im ganzen befinden sich demnach fünf stärkere Querfurchen an der Oberfläche des Occipitalhirns, von denen drei den Ausläufern der Bogenwindung und ihrer Umgrenzung angehören. Dagegen wird am Stirn- und Schläfeteil, also nach vorn vom aufsteigenden, nach unten vom horizontalen Ast der Sylvischen Spalte, der Verlauf der Furchen und Windungen im allgemeinen ein longitudinaler, wobei sie sich zugleich bogenförmig um den Stiel der Sylvischen Spalte krümmen. Sowohl am

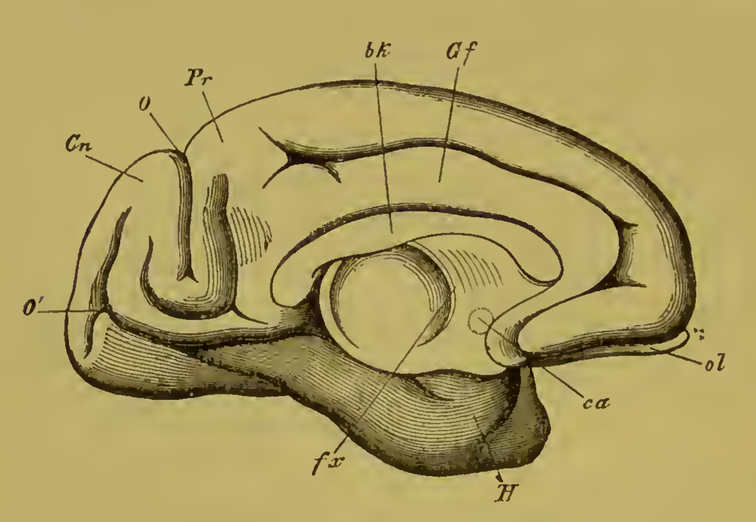


Fig. 64. Gehirn eines Affen (Macacus) auf dem Medianschnitt. Linke Hemisphäre. Nach GRATIOLET. *Gf*, *ol*, *H*, *bk*, *fx*, *ca* wie in der vorigen Figur. *Pr* Vorzwickel. *Cn* Zwickel. *O* senkrechte Hinterhauptsfurche. *O'* horizontale Hinterhauptsfurche.

Frontal- wie am Temporalteil des Gehirns kann man drei solche Längsfalten unterscheiden; sie bilden die drei Stirn- und die drei Schläfewindungen (F_1—F_3, T_1—T_3), welche auch noch an der Basis des Gehirns sichtbar sind (Fig. 52, S. 170). Daran schließen sich nach hinten die drei Occipitalwindungen (O_1—O_3). An der Übergangsstelle des Occipitalteils in den Temporalteil nehmen die Falten eine Mittelstellung ein zwischen dem queren und longitudinalen Verlauf, so daß hier in den Parietalwindungen (P_1—P_3) ein allmählicher Übergang aus der einen in die andere Richtung stattfindet; nicht so am Stirnteil, wo die drei Frontalwindungen plötzlich durch die auf sie senkrechte vordere Zentralwindung unterbrochen werden. Hiernach besteht der wesentliche Unter-

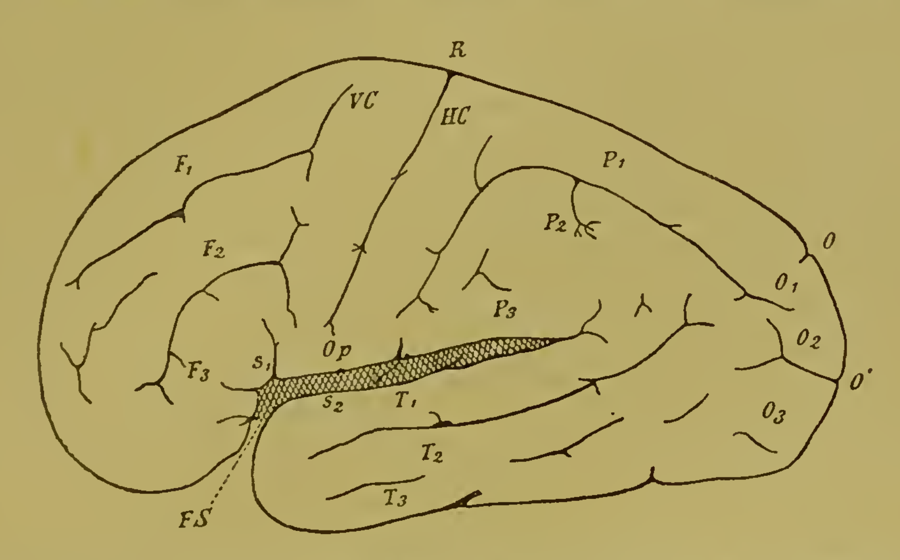


Fig. 65. Schema der Furchen und Windungen des menschlichen Gehirns. Linke Seitenansicht. *FS* Sylvische Spalte, s_1 vorderer, s_2 hinterer Schenkel derselben. *Op* Klappdeckel (operculum), von welchem der Insellappen (Fig. 56 *J*) bedeckt ist. F_1 erste, F_2 zweite, F_3 dritte Stirnwindung. *VC* vordere, *HC* hintere Zentralwindung. *R* ROLANDOsche Spalte oder Zentralfurche. T_1 erste, T_2 zweite, T_3 dritte Schläfenwindung. P_1 erste, P_2 zweite, P_3 dritte Parietalwindung. O_1 erste, O_2 zweite, O_3 dritte Occipitalwindung. *O* senkrechte Hinterhauptsfurche. *O'* horizontale Hinterhauptsfurche.

schied des Gehirns der Primaten von dem der übrigen Säugetiere darin, daß bei den Primaten die queren Furchen am Occipital-, die longitudinalen am Frontalteil vorkommen, während bei den meisten anderen Säugetieren das umgekehrte der Fall ist. Ein entsprechender Unterschied findet sich im Verlauf der Bogenwindung: diese tritt bei den Primaten am hinteren, bei den niederen Säugetieren am vorderen Teil der Oberfläche zutage, was sich am deutlichsten zeigt, wenn man das Primatengehirn mit einem anderen Säugetierhirn auf dem Medianschnitt vergleicht (Fig. 63 und 64). Diese Differenzen hängen wahrscheinlich mit dem abweichenden Wachstumsgesetz beider Gehirnformen zusammen. Das Hirn

der meisten Säugetiere wächst während seiner Entwicklung in seinem Occipitalteil stark in die Breite, der Stirnteil bleibt schmal: es gewinnt daher meist eine nach vorn keilförmig verjüngte Form. Beim Gehirn der Primaten dagegen überwiegt am Occipitalteil das Längen-, am Frontalteil das Breitenwachstum: es nimmt so die Form eines Ovoides an, dessen Hälften vorn sich innig berühren, während sie hinten klaffend auseinandertreten und überdies durch geringere Höhe Raum lassen für das kleine Gehirn, das von ihnen bedeckt wird.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, daß die Querfurchen am großen Gehirn des Menschen und wahrscheinlich der Primaten überhaupt die ursprünglichen sind, indem sie bei jenen nach Ecker schon im fünften Monat des Embryonallebens auf der zuvor glatten Oberfläche sich auszubilden beginnen, während die ersten Spuren der Longitudinalfurchen erst im Laufe des siebenten Monats erscheinen[1]. Solcher queren, in bezug auf die Sylvische Spalte annähernd radiären Furchen bemerkt man am fötalen Gehirn vier bis fünf. Die stärkste unter ihnen wird zur Zentralfurche. Bei den Affen ist dieselbe weniger ausgebildet, dafür ist hier die weiter nach hinten liegende senkrechte Occipitalfurche *O*, die darum auch als Affenspalte bezeichnet wird, mehr entwickelt. Die hinter dieser befindliche horizontale Occipitalfurche ist am menschlichen Gehirn hauptsächlich auf dem Medianschnitt sichtbar (Fig. 53, S. 172 und Fig. 65 *O'*). Sie ist es, der eine Hervorragung im hinteren Horn, die Vogelklaue des Primatengehirns, entspricht (*vk* Fig. 55, S. 174). Beim Menschen vereinigt sie sich mit der senkrechten Occipitalfurche unter spitzem Winkel, so daß hier der Zwickel ein keilförmig ausgeschnittener, von der Bogenwindung scheinbar getrennter Lappen ist (*Cn* Fig. 53). Bei den Affen ist die horizontale Occipitalfurche weniger tief, der Zusammenhang des Zwickels mit der Bogenwindung wird daher unmittelbar sichtbar (Fig. 64). Während so in dem hinter der Zentralfurche gelegenen Teil des Primatengehirns noch mehrere starke Querfurchen sich ausbilden, sind diese in der vorderen Hälfte weniger ausgeprägt. Dagegen kommen die in der späteren Zeit der Embryonalentwicklung erscheinenden longitudinalen Furchen und Windungen gerade am Stirn- und Schläfeteil zur Ausbildung. Die an dem Gehirn aller Primaten zu unterscheidenden drei Longitudinalfalten bilden an Stirne und Schläfen einen unteren, mittleren und oberen Windungszug (Fig. 65). Aber diese Windungszüge bilden nicht, wie bei vielen anderen Säugetieren, die Sylvische Spalte umkreisend zusammenhängende Windungsbogen, sondern die drei Stirnwindungen werden durch die vordere Zentralwindung unterbrochen, von den drei Schläfenwindungen verläuft sogar nur die oberste in einem starken, den horizontalen Schenkel der Sylvischen Spalte umgreifenden Bogen bis zur hinteren Zentralwindung, die zweite und dritte werden durch die von den übrigen Radiärfurchen des Occipitalhirns umgrenzten Lappen, den Vorzwickel und Zwickel, in ihrem Lauf aufgehalten und setzen sich dann auf der Oberfläche des Scheitelhirns in die Parietalwindungen (P_1—P_3) fort. Die letzteren zeigen infolge dieses Zusammenstoßens verschiedener Windungssysteme am wenigsten

[1] Ecker, Archiv f. Anthropologie Bd. 3, 1868, S. 203. Pansch, ebend. S. 227.

einen regelmäßigen Verlauf: die dritte dieser Windungen (P_3), die das hintere Ende der Sylvischen Spalte begrenzt, wird wegen dieser Lage als der gyrus angularis bezeichnet. In der Mediananansicht (Fig. 53, S. 172) grenzen die beiden ersten Parietalwindungen an den Vorzwickel und Zwickel (*Pr*, *Cn*), die hier als direkte Fortsetzungen der Bogenwindung (*Gf*) erscheinen. An der Basis des Gehirns hängt die untere Schläfenwindung vorn mit dem kolbenförmigen Ende des hippokampischen Lappens zusammen, hinten geht sie in den äußeren Schenkel eines U-förmig gekrümmten Windungszuges über, welcher die Basis des Occipitalhirns einnimmt, und dessen innerer Schenkel in den Stiel des hippokampischen Lappens einmündet (*O* Fig. 52, S. 170). Der vordere Teil der Gehirnbasis wird von den nach unten umgeschlagenen drei Stirnwindungen eingenommen, von denen die mittlere und untere am Rand der Sylvischen Spalte ineinander übergehen (F_1, F_2, Fig. 52)[1].

Diese Furchungsgesetze der Hirnoberfläche lassen sich schließlich, wie ich glaube, teils aus den eigenen Wachstumsspannungen des Gehirns, teils aus dem Einfluß der umschließenden Schädelkapsel auf dasselbe ableiten. Auf die erste dieser Bedingungen dürften die in der frühesten Zeit der Entwicklung auftretenden Furchen zurückzuführen sein. Soll eine Oberfläche durch Faltenbildung an Ausdehnung zunehmen, so wird sie in derjenigen Richtung sich aufrollen, in welcher dies mit dem geringsten Widerstande geschehen kann. Ist die Oberfläche in transversaler Richtung stärker gespannt als in longitudinaler, so wird sie demnach in transversale Falten gelegt oder um eine transversale Achse aufgerollt, ähnlich wie ein feuchtes Papier, an dem man rechts und links einen Zug ausübt; umgekehrt muß sie, wenn die Spannung in longitudinaler Richtung stärker ist, sich longitudinal falten. Findet die Faltung regelmäßig in einer Richtung statt, so wird dies demnach bedeuten, daß der Spannungsunterschied der Oberfläche während ihres Wachstums ein konstanter war; eine unregelmäßige Faltung wird dagegen andeuten, daß die Richtung der größten Spannung gewechselt hat. Wenn nun irgend ein Gebilde nach verschiedenen Richtungen mit ungleicher Geschwindigkeit wächst, so entstehen an der Oberfläche desselben Spannungen, die in verschiedenen Richtungen ungleich sind, und zwar muß die Richtung der größten Spannung zur Richtung der größten Wachstumsenergie senkrecht sein; denn ein wachsendes Gebilde kann als ein zusammenhängender elastischer Körper betrachtet werden, bei welchem die durch das Wachstum veranlaßte Deformation irgend eines Teils auf alle anderen eine dehnende Wirkung ausübt, die an denjenigen Punkten am größten sein wird, wo die geringste selbständige Deformation stattfindet. Die Furchung des kleinen Gehirns mit seinem einfachen Wachstums- und Faltungsgesetz scheint dieses Prinzip um so mehr zu bestätigen, da nach der Lage desselben die Einflüsse der Schädelform hier hinwegfallen dürften. Am kleinen Gehirn überwiegt aber bedeutend während seiner ganzen Entwicklung das Längenwachstum. Seine größte Oberflächenspannung findet daher in der transversalen Richtung statt, in der in Wirklichkeit seine Furchen verlaufen. Nach dem gleichen Prinzip dürfen wir erwarten, daß bei den Primaten die Faltenbildung des großen Gehirns

[1] Bischoff, Abhandlungen der bayer. Akademie der Wissensch. X, 1868. Ecker, Die Hirnwindungen des Menschen, 1869. Pansch, Die Furchen und Wülste am Großhirn des Menschen, 1879. Flatau und Jacobsohn, Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Zentralnervensystems der Säugetiere, I, 1899.

mit zwei verschiedenen Wachstumsperioden desselben zusammenfällt, mit einer ersten, in der allgemein das Wachstum in der Richtung von vorn nach hinten ein Maximum ist, und mit einer zweiten, in der am Stirn- und Temporalteil die Wachstumsenergie in transversaler Richtung überwiegt. In der Tat zeigt die Vergleichung embryonaler Gehirne aus verschiedenen Stadien der Entwicklung, daß die Durchmesserverhältnisse des menschlichen Gehirns während der Ausbildung seiner Form wesentliche Veränderungen erfahren. Während der ersten Wochen der Entwicklung nähert sich das Gehirn im ganzen noch der Kugelform, der longitudinale Durchmesser ist vom größten Querdurchmesser wenig verschieden. Dieser letztere liegt hinter der Sylvischen Spalte, die, da sich der Schläfelappen noch nicht entwickelt hat, in dieser Zeit eigentlich noch eine Grube darstellt. Indem sich die Grube zur Spalte schließt, rückt der größte Querdurchmesser weiter nach vorn und fällt mit der Stelle zusammen, wo die Spalte vom Schläfelappen überwachsen wird. Während dieser ganzen Zeit überflügelt aber der Längsdurchmesser der Hemisphären immer mehr deren queren, so daß das Verhältnis beider, das noch im dritten Monat 1 : 0,9 war, im Verlauf des fünften und sechsten auf 1 : 0,7 steigt. In diese Zeit fällt nun die Ausbildung der ersten bleibenden Furchen, die sämtlich Querfurchen sind, und zwar entstehen zuerst, im Laufe des fünften Monats, die Zentralfurche, die senkrechte und horizontale Hinterhauptsfurche, wozu sich im Laufe des sechsten Monats die übrigen primären Radiärfurchen gesellen[1]. Vom Ende des sechsten Monats an beginnen sich dann die Wachstumsverhältnisse des Gehirns zu verändern. Zwar bleibt die Totalform, wie sie im Verhältnis des Längendurchmessers zum größten Querdurchmesser sich ausspricht, im wesentlichen die nämliche, wohl aber treten in dem Wachstum der einzelnen Teile bedeutende Verschiedenheiten gegen früher hervor. Vergleicht man fötale Gehirne vom sechsten bis zum siebenten Monat, so fällt bei der Betrachtung von oben sogleich auf, daß, während der von der Zentralfurche nach hinten sich erstreckende Teil in seinem Breite- und Längedurchmesser annähernd gleichförmig zunimmt, der Stirnteil des Gehirns mehr in die Breite wächst. Eine ähnliche Veränderung erfährt der Schläfelappen. Die vordere Spitze desselben reicht schon beim sechsmonatlichen Fötus bis nahe an den nach unten umgeschlagenen Rand des Stirnlappens, aber er ist noch schmal, so daß die Sylvische Grube weit offen ist. In den folgenden Monaten erst schließt sich dieselbe zur Spalte, indem der Schläfelappen vorzugsweise in die Höhe, verhältnismäßig weniger in die Länge wächst. Die hier angedeuteten Veränderungen treffen nun genau mit der Ausbildung des zweiten Faltensystems, der longitudinalen Furchen, zusammen. Da vorzugsweise das Frontalhirn in die Breite wächst, so müssen hauptsächlich die Stirnwindungen die longitudinale Richtung annehmen. Der Schläfelappen wächst am raschesten in die Höhe, auch hier müssen demnach die sich bildenden Falten von hinten nach vorn verlaufen, im Sinne des um die Sylvische Spalte gekrümmten Bogens. An beiden Teilen der Gehirnoberfläche nehmen nicht nur die neu sich bildenden Falten diese Richtung an, sondern auch einige anfänglich radiär verlaufende werden später longitudinal und bogenförmig gekrümmt. So gewinnt die Zentralfurche selbst eine

[1] Ecker, Archiv f. Anthropologie, Bd. 3, 1868, S. 212. Vgl. auch die Abbildungen embryonaler Gehirne in der 1.—3. Aufl. des vorliegenden Werkes. 3. Aufl. Fig. 52, S. 93.

schräge Stellung; die untere Stirn- und die obere Schläfenfurche sind im sechsten Monat als radiäre oder transversale Furchen angelegt, ordnen sich dann aber durch die Richtungsänderung, die sie erfahren, dem System der Longitudinalfurchen unter. Anders verhält es sich mit dem zwischen der Zentralfurche und der Hinterhauptsspitze gelegenen Teil der Hirnoberfläche. Hier behalten im allgemeinen die transversalen Falten ihre ursprüngliche Richtung, während sie an Tiefe und Ausdehnung zunehmen und nur gegen den Schläfelappen hin allmählich in die longitudinale Bahn übergehen[1].

Eine dem Wachstum des Gehirns entgegengesetzte Wirkung muß der Widerstand der Schädelkapsel hervorbringen, der sich aber wahrscheinlich erst von der spätesten Zeit des Embryonallebens an und nach der Geburt, in der Zeit, wo sich die bleibende Schädelform ausbildet, namentlich infolge des verschiedengradigen Wachstums der Knochen längs der einzelnen Nähte und des sukzessiven Verschlusses der letzteren, geltend macht. Findet das wachsende Gehirn einen äußeren Widerstand, so muß es sich in Falten legen, welche die Richtung des geringsten Widerstandes einhalten. Bei der dolichocephalen Schädelform werden also die Furchen vorzugsweise longitudinal, von vorn nach hinten, bei der brachycephalen werden sie transversal verlaufen. In der Tat ist ein solcher Zusammenhang der vorherrschenden Windungsrichtung mit der Schädelform von L. Meyer[2] und Rüdinger[3] gefunden worden. Die wirkliche Faltung eines gegebenen Gehirns wird demnach das resultierende Erzeugnis dieser beiden Wirkungen der selbständigen Wachstumsspannungen und der äußeren Widerstände sein, von denen die ersteren haupsächlich in den ursprünglich angelegten Furchen, die letzteren in den später hinzutretenden Veränderungen zum Ausdruck kommen.

Fünftes Kapitel.

Verlauf der nervösen Leitungsbahnen.

1. Allgemeine Verhältnisse der Leitung.

Die Betrachtung der Baubestandteile des Nervensystems hat uns bereits zu der allgemeinen Anschauung geführt, daß Gehirn und Rückenmark samt den aus ihnen entspringenden Nerven ein zusammenhängendes System bilden, dessen Teile direkt oder indirekt, durch zwischenliegende Zentren, miteinander in Verbindung stehen. Die äußeren Formverhältnisse der Zentralorgane unterstützen diese Vorstellung. Denn sie lehren uns eine Reihe von Formationen grauer Substanz kennen, welche die

[1] Messungen embryonaler Gehirne, welche die obigen Angaben unterstützen, habe ich in der ersten Auflage dieses Werkes (S. 101) mitgeteilt.

[2] L. Meyer, Zentralblatt für die med. Wissensch. 1876, Nr. 43.

[3] Rüdinger, Über die Unterschiede der Großhirnwindungen nach dem Geschlecht beim Fötus und Neugeborenen. 1877, S. 5 ff.

von den äußeren Organen herankommenden Fasern sammeln und ihre Verbindung mit andern, namentlich mit höher gelegenen grauen Anhäufungen vermitteln, bis die zuerst in den Rückenmarkssträngen, dann in den Hirnschenkeln und im Stabkranz nach oben strebenden Leitungsbahnen in die Hirnrinde eintreten, wo nun die Kommissuren auf Zusammenhänge der zentralen Regionen beider Hirnhälften und die Bogenfasern auf solche zwischen Rindenbezirken einer und derselben Hemisphäre hinweisen. So legen überall schon die äußeren Formverhältnisse der Zentralorgane die Frage nahe, wie im einzelnen der Verlauf der nervösen Leitungsbahnen beschaffen sei. Freilich wird hier, entsprechend den vielseitigen Verbindungen, welche die einzelnen Zellenterritorien mit ihren Ausläufern darbieten, von vornherein anzunehmen sein, daß solche Leitungsbahnen nirgends streng gegeneinander abzugrenzen sind, und daß sie sich namentlich unter geänderten Funktionsbedingungen mannigfach gegeneinander verschieben können. Immerhin wird man, auch unter der Voraussetzung eines solchen relativ variabeln funktionellen Zusammenhangs, wie sie besonders durch die Neuronentheorie nahe gelegt wird, nach den bevorzugten Leitungswegen zu fragen berechtigt sein, nach denen also, die unter normalen Verhältnissen vorzugsweise bestimmte Verbindungen der zentralen Gebiete untereinander und mit den peripheren Anhangsorganen des Nervensystems vermitteln. Im Anschlusse hieran wird sich dann aber auch unter Umständen die weitere Frage erheben, welches die Hilfs- oder Zweigbahnen sind, die in gewissen Fällen der Leitungsunterbrechung oder der Funktionshemmung an die Stelle der normalen Leitungswege treten können.

Nach der Richtung, in welcher die Reizungsvorgänge übertragen werden, unterscheiden wir nun die Leitungsbahnen im allgemeinen in zentripetale und zentrifugale. Bei den ersteren beginnt die Reizung an irgend einer Stelle der Peripherie des Körpers und nimmt die Richtung nach dem Zentralorgan. Bei den letzteren geht sie vom Zentralorgan aus und ist nach peripheren Teilen gerichtet. Die physiologischen Effekte der zentripetal geleiteten Reizung sind, sobald sie zum Bewußtsein gelangen, Empfindungen. Häufig tritt zwar dieser Enderfolg nicht ein, sondern die Erregung reflektiert sich, ohne auf das Bewußtsein zu wirken, in einer Bewegung. Doch werden auch in diesem Fall wenigstens teilweise die nämlichen Leitungswege in Anspruch genommen. Wir bezeichnen daher die zentripetalen Leitungsbahnen allgemein als sensorische. Von mannigfaltiger Art sind die physiologischen Resultate der zentrifugal geleiteten Reizungen: diese können sich in Bewegungen quergestreifter und glatter Muskeln, in Sekretionen, Wärmesteigerung und in Erregung peripherer Sinnesorgane durch innere Reize äußern. In

der nachfolgenden Darstellung werden wir jedoch hauptsächlich die motorischen sowie die zentrifugal-sensorischen Bahnen berücksichtigen, da diese die für psychologische Erfolge allein in Betracht kommenden Anteile der zentrifugalen Leitungen bilden. Denjenigen Muskelbewegungen, die aus der direkten Umsetzung einer sensorischen Reizung in eine motorische Erregung hervorgehen, oder den Reflexbewegungen, stellen wir jene, die zunächst aus einer inneren Reizung in den motorischen Gebieten des Zentralorgans entspringen, als automatische Bewegungen gegenüber. Bei den Reflexbewegungen werden somit nacheinander die zentripetale und zentrifugale Leitung, bei den automatischen wird unmittelbar nur die letztere in Anspruch genommen[1].

Solange der Reizungsvorgang innerhalb der Kontinuität bestimmter Nervenfasern verbleibt, wie dies in den oft weite Strecken durchlaufenden peripheren Nerven der Fall ist, bleibt er im allgemeinen innerhalb einer jeden Nervenfaser isoliert; er springt nicht auf benachbarte Bahnen über. Man hat diese Tatsache als das »Gesetz der isolierten Leitung« bezeichnet und meistens angenommen, dasselbe sei auch für die Leitungsbahnen innerhalb der Zentralorgane gültig, da ein genau lokalisierter äußerer Eindruck auf eine Sinnesoberfläche eine scharf begrenzte Empfindung, ein auf eine bestimmte Bewegung gerichteter Willensimpuls eine umschriebene Muskelzusammenziehung hervorzubringen pflegt. Aber mehr als eine unter normalen Verhältnissen in der Regel stattfindende Sonderung der Vorgänge in den Hauptbahnen beweisen diese Tatsachen nicht; eine strenge Isolierung der Reizung innerhalb jeder Primitivfibrille ist nicht einmal während des peripheren Verlaufs derselben sichergestellt, und innerhalb der Zentralorgane ist eine solche sowohl nach den in Kap. II erwähnten allgemeinen Strukturverhältnissen wie nach den Erscheinungen stellvertretender Funktion, die wir unten kennen lernen werden, ausgeschlossen. Hier kann vielmehr nur von einem Prinzip der bevorzugten Leitung oder von einer Hauptbahn die Rede sein, welche in Neben- und Hilfsbahnen ihre Ergänzung findet.

2. Methoden zur Erforschung der Leitungsbahnen.

Die Nachweisung der Leitungsbahnen kann sich dreier Methoden bedienen, die sich, da jede an gewissen Unvollkommenheiten leidet, womöglich ergänzen müssen. Die erste besteht in dem physiologischen Experiment, die zweite in der anatomischen Untersuchung, die dritte in der pathologischen Beobachtung.

---

[1] Vgl. hierzu die allgemeine Erörterung der Reflexerregungen in Kap. III, S. 79 ff.

Das physiologische Experiment sucht auf zwei Wegen Aufschlüsse über den Verlauf der Leitungsbahnen zu gewinnen: durch Reizungsversuche und durch Unterbrechungen der Leitung mittels der Trennung der Teile. Im ersten Fall erwartet man im allgemeinen Steigerung, im zweiten Aufhebung der Funktion derjenigen Organe, die mit dem gereizten oder getrennten Teil in Verbindung stehen. Bei der Erforschung der zentralen Leitungswege sind aber diese Methoden mit ungewöhnlichen Schwierigkeiten und Mängeln verknüpft. Selbst die tadellose Ausführung eines Reizungs- oder Durchschneidungsversuchs gestattet im günstigsten Fall einen bestimmten Punkt einer Leitungsbahn festzustellen: um den ganzen Verlauf einer solchen zu ermitteln, müßten zahlreiche derartige Versuche von der letzten Endigung im Gehirn an bis zum Austritt der zugehörigen Nerven ausgeführt werden, eine Aufgabe, deren Lösung völlig aussichtslos ist, da im Innern des Gehirns die isolierte Reizung oder Trennung einer Leitungsbahn unüberwindliche Hindernisse darbietet. Nur für zwei Fragen sind daher diese Methoden mit einigem Erfolg angewandt worden: für die Frage nach dem Verlauf der Leitungsbahnen in dem einfachsten der Zentralorgane, im Rückenmark, sowie in den nächsten Fortsetzungen der Rückenmarksstränge, den Hirnschenkeln; und für die Frage nach der Zuordnung bestimmter Gebiete der Hirnrinde zu bestimmten peripheren Organen des Körpers. Die erste dieser Fragen hat man namentlich mittels isolierter Durchschneidung einzelner Markstränge, die zweite durch beschränkte Reizungs- und Exstirpationsversuche einzelner Rindengebiete zu beantworten gesucht. Doch selbst bei dieser Beschränkung ist es schwierig, einwurfsfreie Resultate zu gewinnen. Jede Reizung teilt sich fast unvermeidlich umgebenden Teilen mit, namentlich bei dem wegen seiner sonstigen Vorzüge fast allein anwendbaren Reizmittel, dem elektrischen Strom. Das nämliche gilt von den Störungen, die einer Trennung der Nervensubstanz nachfolgen. Ist es endlich geglückt, die Einwirkung möglichst zu isolieren, so bleibt oft genug die Deutung der Erscheinungen unsicher. Die Muskelkontraktion, die einer Reizung folgt, kann unter Umständen ebenso gut von einer direkten Erregung motorischer Fasern, wie von einer Reaktion auf Empfindungseindrücke herrühren. Die Funktionsstörungen aber, die infolge von Durchschneidungen und Exstirpationen eintreten, lassen sich immer erst nach längerer Beobachtung feststellen. Hierbei wird dann die Sicherheit der Resultate wieder dadurch beeinträchtigt, daß sich die direkt erzeugten Störungen allmählich ausgleichen, indem statt der Hauptbahn die oben erwähnten Nebenbahnen in Funktion treten.

Die Lücken, die das physiologische Experiment läßt, ergänzt die anatomische Untersuchung. Sie hat sukzessiv zwei Wege einge-

schlagen: die makroskopische Zerfaserung des gehärteten Organs und die mikroskopische Zerlegung desselben in eine Reihe dünner Schnitte. Wenn die erste dieser Methoden wegen der Gefahr, die sie in sich schließt, Kunstprodukte des zerlegenden Messers für wirkliche Faserzüge anzusehen, mehr und mehr gegenüber der zweiten zurücktreten mußte, so bietet sie immerhin vorsichtig angewandt ein schätzbares Hilfsmittel zur Orientierung über gewisse breitere Verlaufswege. Anderseits hat die Interpretation, welche die zweite Methode fordert, einen um so größeren Spielraum, je weniger das ideale Ziel der mikroskopischen Durchforschung des Zentralorgans, seine vollständige Zerlegung in eine unendliche Zahl von Schnitten genau bestimmter Richtung, tatsächlich erreichbar ist. Wesentlich vervollkommnet wurde übrigens in neuerer Zeit die mikroskopische Zergliederung durch die Anwendung der Färbungsmethoden, die eine sicherere Sonderung der nervösen von anderen Elementarteilen und dadurch eine weitergehende Verfolgung des Zusammenhangs der ersteren möglich machen[1]. Eine Ergänzung findet ferner die anatomische an der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung. Indem diese feststellt, daß die Ausbildung der Markscheiden in den einzelnen Fasersystemen des Zentralorgans in verschiedenen Zeiträumen der fötalen Entwicklung erfolgt, gestattet sie es, gewisse wahrscheinlich physiologisch zusammengehörige Verlaufsbahnen isoliert zu verfolgen. Auch diese Methode findet freilich daran ihre Grenze, daß die gleichzeitig entwickelten Systeme immer noch Fasern einschließen können, die eine verschiedene funktionelle Bedeutung besitzen[2].

Die pathologische Beobachtung, indem sie zu der Ermittlung der funktionellen Störungen diejenige der anatomischen Veränderungen hinzufügt, vereinigt in gewissem Grade die Vorzüge der physiologischen mit denjenigen der anatomischen Untersuchung. Für die Erforschung der Leitungswege aber ist die pathologisch-anatomische Beobachtung vor allem dadurch fruchtbar geworden, daß sie sich auf ein ähnliches Prinzip wie die entwicklungsgeschichtliche stützen kann, weil die zu bestimmten Funktionsherden gehörenden Fasern infolge der aufgehobenen Funktion sekundär erkranken. Wenn daher nicht sonstige Bedingungen eine zufällige Koexistenz der Erkrankung wahrscheinlich machen, so

---

[1] Als die folgenreichsten dieser Methoden seien erwähnt: das von GOLGI ausgebildete Verfahren der Metall- (namentlich Silber-) Imprägnation, die von WEIGERT eingeführte Hämatoxylin- und die von EHRLICH zuerst angewandte Methylenblaufärbung. Näheres über diese und andere Methoden vgl. bei OBERSTEINER, Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Zentralorgane[3]. 1896, S. 7ff., und EDINGER, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane[7]. 1904, S. 3ff.

[2] FLECHSIG, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. 1876. Vgl. unten Nr. 5 und 6.

können solche Fasern, die gleichzeitig pathologich verändert sind, als funktionell zusammengehörige aufgefaßt werden[1]. Von besonderem Vorteil ist sodann die Verbindung der Beobachtung sekundärer Degenerationen mit dem physiologischen Experimente. Diese kombinierte Methode kann wieder zwei Wege einschlagen. Entweder wird an irgend einer Stelle des zentralen oder peripheren Nervensystems eines Tieres eine Kontinuitätstrennung vorgenommen und die eintretende Funktionsstörung beobachtet, worauf dann nach längerer Zeit auf anatomischem Wege die Bahnen festzustellen sind, auf denen sich die sekundäre Degeneration ausbreitet; oder es wird in früher Lebenszeit ein peripheres Organ, wie das Auge, das Ohr, zerstört und der Einfluß beobachtet, den dieser Ausfall bestimmter Funktionen auf die Entwicklung der Zentralorgane ausübt[2]. Im ersteren Fall zeigen die Nervenfasern die in Fig. 23, S. 85 dargestellten sukzessiven Stadien der Veränderung. Im zweiten Fall sinken die den Zentren der aufgehobenen Funktionen entsprechenden Hirnteile ein, und die mikroskopische Untersuchung zeigt in ihnen die Nervenzellen in den verschiedenen Graden der Schrumpfung, die ihrem schließlichen völligen Schwunde vorangehen (Fig. 22 *B*, S. 85).

Für die Erforschung der mikroskopischen Struktur der Zentralorgane haben Stillings Arbeiten zuerst ein umfangreiches Material geliefert. Die ersten Versuche, aus den nach Stillings Methode gewonnenen mikroskopischen Schnittbildern ein Strukturschema des ganzen Cerebrospinalorgans und seiner Leitungswege zu entwerfen, rühren von Meynert und Luys[3] her. Unter ihnen hat sich Meynert durch das von ihm auf Grund umfassender Forschungen und mit Hilfe einer seltenen Kombinationsgabe entworfene Bild der Gehirnstruktur ein großes Verdienst erworben. Ist auch sein Schema der Leitungsbahnen vielfach hypothetisch und in manchen Punkten unhaltbar geworden, so bot es doch einen Ausgangspunkt für weitere Forschungen, die von nun an zumeist teils ergänzend, teils berichtigend an das Meynertsche Strukturbild anknüpften, und bei denen namentlich die Verwertung der verschiedenen, eine sichere Erkennung der nervösen Elemente gestattenden Methoden der Färbung, der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung und der sekundären Degenerationen eine wichtige Rolle spielen. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung stützt sich auf die in den einzelnen Fasersystemen zu verschiedener Zeit erfolgende Entstehung der Markscheiden, die an der mit dieser erst eintretenden weißen Färbung des Marks leicht kenntlich ist. Die Merk-

---

[1] L. Türck, Sitzungsber. der Wiener Akad. Math.-naturw. Kl. Bd. 6, 1851, S. 288. Bd. 11, 1853, S. 93. Charcot, Über die Lokalisationen der Gehirnkrankheiten, deutsch von Fetzer. Bd. 1, 1878, S. 159. Flechsig, Über Systemerkrankungen im Rückenmark. 1878.

[2] Gudden, Archiv f. Psychiatrie. Bd. 2, 1870, S. 693. Forel, ebend. Bd. 18, 1887, S. 162. von Monakow, ebend. Bd. 27, 1895, S. 1 u. 386.

[3] Meynert, Art. Gehirn in Strickers Gewebelehre, 1871, S. 694 ff. Psychiatrie 1. Hälfte. 1884. Luys, Recherches sur le système nerveux cérébro-spinal. 1865. Das Gehirn, sein Bau und seine Verrichtungen. (Internat. wissensch. Bibliothek.) 1877.

male der sekundären Degeneration bestehen dagegen in einer allmählichen Umwandlung der Markscheiden: diese werden tinktionsfähig für gewisse Farbstoffe, wie Karmin, in welchen normale Markscheiden sich nicht färben, und schwinden dann gänzlich; zugleich wandeln sich die Achsenzylinder in bindegewebige Fasern um, zwischen denen Fettkörnchenzellen auftreten. Der Wert der Degenerationen für die Erforschung der Leitungswege beruht darauf, daß die Veränderung stets innerhalb zusammenhängender Fasersysteme fortschreitet, und daß die Richtung, in der dies geschieht, nach einem zuerst von WALLER aufgestellten Gesetze für alle Fasern mit der Leitungsrichtung zusammenfällt, so daß also die Degeneration der motorischen Fasern zentrifugal, diejenige der sensorischen zentripetal erfolgt. Doch scheint dieses WALLERsche Gesetz, ähnlich wie das der isolierten Leitung, nur für die Hauptrichtung des Fortschritts der Degeneration zu gelten, da bei länger bestehender Unterbrechung der Leitung sowie namentlich bei jugendlichen Tieren immer auch die entgegengesetzte Richtung in gewissem Grade ergriffen wird. Wie die von ihren Zentren getrennten Nerven, so atrophieren aber, wenngleich erst nach längerer Zeit, die Nervenzellen, die infolge der Durchschneidung der aus ihnen entspringenden Nerven funktionslos geworden sind. Wieder tritt eine solche sekundäre Atrophie zentraler Elemente, deren Anfangssymptome die oben in Fig. 22 dargestellten Veränderungen sind, leichter bei jugendlichen Tieren ein. Auch beim erwachsenen Menschen kann sie aber nach lange bestandenem Defekt vorkommen. So ist Schwund des Vierhügels nach dem Verlust des Auges und in einzelnen derartigen Fällen sogar sekundäre Atrophie von Großhirnwindungen beobachtet worden.

3. Leitung in den Nerven und im Rückenmark.

a. Ursprung und Ausbreitung der Nerven.

Aus dem Rückenmark treten die Nervenwurzeln in zwei Längsreihen, einer hinteren und vorderen, hervor. Die hinteren Nervenwurzeln sind, wie die einfache Funktionsprüfung mittels Reizung oder Durchschneidung lehrt, sensibel: ihre mechanische oder elektrische Reizung erzeugt Schmerz, ihre Durchschneidung macht die ihnen zugeordneten Strecken der Haut unempfindlich; die vorderen Nervenwurzeln sind motorisch: ihre Reizung bewirkt Muskelkontraktion, ihre Durchschneidung Muskellähmung. Die Fasern der hinteren Wurzeln leiten zentripetal, nach ihrer Durchschneidung verursacht nur die Reizung des zentralen Stumpfes Empfindung, nicht die des peripheren; die Fasern der vorderen Wurzeln leiten zentrifugal, hier erzeugt Reizung des peripheren Stumpfes Muskelzuckung, nicht die des zentralen.

Aus dieser von CARL BELL zuerst ausgesprochenen und daher unter dem Namen des BELLschen Satzes bekannten Tatsache geht hervor, daß an der Ursprungsstelle der Nerven die sensibeln und die motorischen Leitungsbahnen vollständig voneinander gesondert sind. Für die Hirn-

nerven gilt der nämliche Satz mit der Erweiterung, daß bei den meisten derselben diese Scheidung nicht bloß auf einer kurzen, nahe dem Ursprung gelegenen Strecke, sondern entweder während ihres ganzen Verlaufes oder doch auf einem längeren Teil ihrer Bahn erhalten bleibt[1]. Ihren Grund hat die Vereinigung der sensiblen und motorischen Wurzeln zu gemischten Nervenstämmen ohne Zweifel in der räumlichen Endausbreitung der Nervenfasern. Die Muskeln und die sie bedeckende Haut werden von gemeinsamen Nervenzweigen versorgt. Die Trennung der funktionell geschiedenen Leitungsbahnen auf ihrem ganzen Verlaufe bleibt daher nur bei jenen Hirnnerven bestehen, deren Endigungen ihren Ursprungsorten beträchtlich genähert sind, während die Ursprungsorte selbst weiter auseinandertreten. Hier führt der getrennte Verlauf einfachere räumliche Verhältnisse mit sich als die anfängliche Vereinigung jener sensiblen und motorischen Fasern, die sich zu benachbarten Teilen begeben. Wie der Ursprung, so richtet sich nun auch der periphere Verlauf der Nerven wesentlich nach den Bedingungen ihrer Verbreitung. Fasern, die zu gemeinsam wirkenden Muskeln oder zu benachbarten Teilen der Haut gehen, ordnen sich zusammen. Nachdem vordere und hintere Nervenwurzeln einen gemischten Nerven gebildet haben, gelangt daher letzterer nicht immer einfach und auf dem kürzesten Wege zu den Orten seiner Ausbreitung, sondern er tritt häufig mit andern Nerven in einen Faseraustausch. Auf diese Weise entstehen die sogenannten Nervengeflechte (Plexus). Die Bedeutung derselben wird man darin sehen dürfen, daß die Nervenfasern bei ihrem Ursprung aus dem Zentralorgan zwar vorläufig bereits so geordnet sind, wie es den Bedingungen ihrer Verbreitung entspricht, daß aber diese Ordnung doch noch keine vollständige ist, sondern nachträglich ergänzt wird. Die Plexus treten deshalb vorzugsweise an solchen Stellen auf, an denen sich Körperteile befinden, die starker Nervenstämme bedürfen, wie die beiden Extremitätenpaare. Hier machen es schon die räumlichen Bedingungen des Ursprungs unmöglich, daß die Nerven genau so aus dem Rückenmark hervortreten, wie sie in der Peripherie sich verbreiten. Außer dieser ergänzenden hat die Plexusbildung wohl auch noch eine kompensierende Bedeutung. Beim Ursprung aus den Zentralorganen werden diejenigen Nervenfasern einander am meisten genähert sein, die in funktioneller Verbindung stehen. Diese letztere geht aber nicht überall mit der räumlichen Ausbreitung

[1] Rein sensibel sind nämlich Riech-, Seh- und Hörnerv, rein motorisch die Augenmuskelnerven, der Angesichts- und Zungenfleischnerv (Facialis, Hyppoglossus); ähnlich den Rückenmarksnerven, d. h. nur nahe dem Ursprung unvermischt, sind der Trigeminus, Glossopharyngeus und der Vagus mit dem Accessorius; bloß bei diesen besitzt die sensible Wurzel ein Ganglion, das den andern Sinnesnerven fehlt.

zusammen. So vereinigen sich z. B. die Beuger des Ober- und Unterschenkels zu gemeinsamer Aktion: jene liegen aber an der Vorder-, diese an der Hinterseite des Gliedes und empfangen daher aus verschiedenen Nervenstämmen, jene vom Schenkel-, diese vom Hüftnerven, ihre Fäden. Haben nun die Nerven für den Beuger der ganzen Extremität einen benachbarten Ursprung, so müssen sie im Hüftgeflecht in jene nach verschiedenen Richtungen abgehenden Stämme sich ordnen. Wahrscheinlich kommt den einfacheren Verbindungen der Wurzelpaare mehr die ergänzende, den komplizierteren Plexusbildungen mehr die kompensierende Bedeutung zu.

Als BELL das nach ihm benannte Gesetz zuerst aufstellte, glaubte er auf Grund desselben einen spezifischen Unterschied zwischen sensibeln und motorischen Nerven, der eben in dieser Verschiedenheit der Leitungsrichtung seinen Ausdruck finde, annehmen zu müssen, und die Physiologie ist ihm während längerer Zeit in dieser Annahme um so mehr gefolgt, da man auch sonst geneigt war, die Unterschiede der Leistung, z. B. die zwischen den verschiedenen Sinnesnerven, auf irgend welche unbekannte spezifische Eigenschaften der Nerven zurückzuführen[1]. Als man sich dann später der Annahme einer Indifferenz der Nervensubstanz gegenüber den durch ihre Reizung ausgelösten Vorgängen zuneigte, da war es zunächst nur die etwas bedenkliche äußere Analogie mit der elektrischen Leitung, auf die man sich dabei stützte[2]. Wenn trotzdem jene Annahme eines spezifischen Leitungsvermögens der sensibeln und motorischen Nerven jetzt als widerlegt gelten darf, so sind es einerseits die Gesichtspunkte, welche die allgemeine Mechanik der Nervensubstanz den Leitungsvorgängen in der peripheren Nervenfaser entgegenbringt, die hier maßgebend wurden (vgl. oben S. 117 ff.); anderseits sind es die morphologischen Tatsachen, die den Zusammenhang der verschiedenen Leitungsrichtung mit der peripheren und zentralen Verbindungsweise der Nervenfasern nahe legen. Die Figuren 20 und 21 (S. 79) gaben schon ein schematisches Bild der hier obwaltenden Verhältnisse. Jede motorische Faser ist, wie dort bemerkt wurde, Achsenfortsatz einer Nervenzelle; daher sie nach dem mutmaßlich überall für den Neuriten gültigen Prinzip der Kraftübertragung die in der Zelle entstehenden oder ihr durch ihre Dendriten zugeführten Reizungsvorgänge aufnehmen kann, während die in ihr

---

[1] KARL BELL, Physiologische und pathologische Untersuchungen des Nervensystems. A. d. Engl. von M. H. ROMBERG. 1836, S. 11 ff.

[2] Diese Analogie tritt schon sehr deutlich in den Erörterungen JOHANNES MÜLLERS (Lehrbuch der Physiologie[4]. Bd. 1, 1844, S. 623) hervor. Gleichwohl läßt MÜLLER selbst die Frage unentschieden. Der Erste, der sich bestimmt dafür ausgesprochen hat, daß die Funktion der Nerven nur von den Organen bestimmt werde, mit denen sie in Verbindung stehen, ist, wie MÜLLER anführt, J. W. ARNOLD gewesen.

selbst entstandenen Erregungsvorgänge vermöge der doppelsinnigen Ausbreitung aller Reizungen zwar der Zelle zugeführt werden, aber in der zentralen Substanz derselben erlöschen (S. 137). Dagegen sind die Ursprungszellen der sensibeln Fasern durchweg außerhalb des Zentralorgans, bei den Wirbellosen meist in der Peripherie des Körpers, bei den Wirbeltieren wenigstens außerhalb des eigentlichen Rückenmarks gelegen, indem sie gewissermaßen abgesonderte kleine Zentren, die in den Zwischenwirbellöchern liegenden Spinalganglien, bilden. Diese sind aber durchweg aus bipolaren Nervenzellen zusammengesetzt: sie entsenden demnach je zwei einander morphologisch gleichartige Fortsätze, die wahrscheinlich den Charakter der Dendriten besitzen. Bei den niederen Wirbeltieren treten diese Fortsätze an verschiedenen, bei den Fischen an einander gegenüber liegenden Stellen der Zelle hervor. Beim Menschen ist das Verhalten im Anfang der Entwicklung das nämliche. Dann aber verschmelzen im Laufe des Wachstums die beiden Fortsätze an ihrem Ursprung, und die zuerst gesondert entspringenden Fortsätze erscheinen nun als Zweige eines einzigen (Fig. 21, S. 79), der jedoch den Charakter eines Protoplasmafortsatzes oder Dendriten beibehalten hat. Die beiden Fortsätze bilden so im Sinne der Neuronenhypothese ein einziges Neuronengebiet (N_I), welches in zwei Hälften zerfällt, deren eine im Innern des Rückenmarks liegt und nach der Abgabe zahlreicher Kollateralen in seinen Endfasern in ein zweites zentrales Neuronensystem (N_{II}) hineinreicht, während sich die andere in den sensiblen Nerven fortsetzt und schließlich in die Endfaserung zwischen den Oberhautzellen oder in besonderen, den Nervenausbreitungen als Stützapparate dienenden Endorganen auflöst (*H* Fig. 21). Danach werden wir, gemäß dem was früher (S. 84) über die Ausbreitung der in den Dendriten zugeleiteten Erregungen bemerkt wurde, annehmen dürfen, daß auch da, wo der zentrale und der periphere Fortsatz getrennt aus der Zelle hervorkommen, der Reizungsvorgang ohne weiteres durch die Zelle übertragen wird. Wo vollends, wie beim Menschen, die Fortsätze in einen einzigen zusammenfließen (Fig. 21), da wird sogar direkt innerhalb der Faser selbst der Übergang und dann die Übertragung auf die höheren Neuronen (N_{II}) stattfinden können. Die Zelle Z_I scheint hier gewissermaßen aus der Nervenleitung selbst ausgeschaltet, was aber natürlich nicht hindert, daß sie ihre Bedeutung als Ernährungszentrum und Kraftreservoir beibehält. Somit wird, wenn wir uns in dieser Weise die Leitungsverhältnisse durch die Eigenschaften der Nervenzellen und die in ihnen stattfindende Endigung ihrer Fortsätze bedingt denken, das Prinzip der einsinnigen Leitung nur für die Neuronenverbindungen, nicht für die Nerven selbst gelten, da die Reizung irgend

eines Nerven in seinem Verlauf, so lange seine Kontinuität erhalten ist, eine Reizwelle zur Folge haben muß, die sich gleichzeitig zentripetal und zentrifugal ausbreitet. In der Tat steht aber auch einer solchen Annahme nicht das geringste im Wege. Selbstverständlich müssen ja, wenn ein sensibler Nerv durchschnitten ist, die dem peripheren Stumpf zugeführten Erregungen in der Peripherie ähnlich wirkungslos, d. h. ohne für uns als bewußte Empfindungen bemerkbar zu werden, verschwinden, wie die auf den zentralen Stumpf durchschnittener motorischer Nerven wirkenden Reize in der mit dem Achsenfaden in Verbindung stehenden Zelle ausgelöscht werden. In beiden Fällen sind es also nicht die Eigenschaften der Nervenfasern, sondern die der Nervenzellen, deren verschiedene Beschaffenheit, namentlich mit Bezug auf die Ursprungsverhältnisse der Fortsätze, von vornherein darauf angelegt ist, die Leitungsrichtungen und die Art der Übertragung von einem Neuronengebiet auf das andere zu vermitteln. Übrigens werden wir unten Erscheinungen kennen lernen, die in der Tat für eine zentrifugale Leitung bestimmter sensorischer Erregungen eintreten.

b. Physiologie der Leitungsbahnen des Rückenmarks.

Über den weiteren Verlauf der in das Rückenmark eingetretenen Nervenbahnen im Innern dieses Zentralorgans geben zunächst physiologische Versuche über die Erfolge der Reizung und namentlich über die Wirkungen der Durchschneidung einzelner Teile dieses Zentralorgans Auskunft. Sie zeigen, daß, nachdem die motorischen Wurzeln in die vordere, die sensiblen in die hintere Hälfte des Rückenmarks eingetreten sind, die Hauptleitungen in der nämlichen Ordnung nach oben laufen. Eingriffe im vorderen Teil des Marks haben vorzugsweise motorische, solche im hinteren sensorische Wirkungen. Dabei zeigt sich aber zugleich, daß sich schon im Rückenmark die einzelnen Fasersysteme mannigfach durchflechten. Namentlich beweisen die Erfolge der Trennung einer Markhälfte, daß nicht alle Leitungsbahnen auf der nämlichen Seite bleiben, auf der die Nervenwurzeln in das Mark eintreten, sondern daß ein Teil von der rechten in die linke Hälfte übertritt und umgekehrt. Allerdings sind die Angaben verschiedener Beobachter über Art und Umfang der nach halbseitigen Durchschneidungen eintretenden Leitungsstörungen nicht völlig übereinstimmend; auch bestehen offenbar nicht bei allen Tierklassen gleichförmige Verhältnisse. Sowohl die Versuche an Tieren wie pathologische Beobachtungen am Menschen gestatten aber keinen Zweifel, daß mindestens die sensorischen Fasern stets eine teilweise Kreuzung erfahren, da nach Trennung der einen Markhälfte auf keiner Körperseite eine vollständige Lähmung der

Empfindung eintritt. Variabler verhalten sich die motorischen Bahnen. Während die Versuche an Tieren ebenfalls auf eine partielle Kreuzung hinweisen, wobei aber immerhin die Mehrzahl der Fasern auf der gleichen Seite bleibt, schließt man aus pathologischen Beobachtungen, daß im Rückenmark des Menschen die motorischen Bahnen ungekreuzt verlaufen. Namentlich spricht hierfür die Tatsache, daß bei einseitigen apoplektischen Ergüssen im Gehirn immer nur eine Körperseite, und zwar die dem apoplektischen Herd entgegengesetzte, gelähmt ist. Da nun, wie wir unten sehen werden, eine vollständige Kreuzung der motorischen Bahnen im verlängerten Mark erfolgt, so müßte dieselbe notwendig teilweise wieder kompensiert werden, wenn erhebliche weitere Kreuzungen im Rückenmark stattfänden. Wie demnach die motorische Hauptbahn im vorderen, so liegt die sensorische jedenfalls im hinteren Teil des Marks. Doch machen sich hier bei Tieren in höherem Grade als beim Menschen Nebenbahnen geltend, die in die anderen Markteile abzweigen. Auch bei jenen verläuft aber jedenfalls der größte Teil der Fasern ungekreuzt. Denn Berührungseindrücke auf die Haut werden nach der Trennung der gleichseitigen Markhälfte nicht mehr empfunden, während auf stärkere, schmerzhafte Reize noch Reaktionen erfolgen. Eine Vermischung der motorischen und sensorischen Bahnen, die wiederum jedenfalls vorwiegend die gleichseitigen Fasersysteme ergreift, tritt endlich in den Seitensträngen des Markes ein (*m* Fig. 66, S. 210), da bei Störungen ihres Zusammenhangs beim Menschen wie bei Tieren im allgemeinen gemischte Symptome beobachtet werden[1].

An den Verflechtungen der Fasersysteme, auf die so schon die Erfolge der Kontinuitätstrennungen einzelner Teile des Markes hinweisen, ist nun jedenfalls die den Zentralkanal umgebende graue Substanz wesentlich mit beteiligt. Dadurch erklärt sich dann auch die bei Reizungsversuchen hervortretende veränderte Reizbarkeit der Fasern der Rückenmarksstränge. Während nämlich die peripheren Nerven leicht durch mechanische oder elektrische Reize zur Erregung gebracht werden können, ist dies bei den Rückenmarksfasern nicht mehr der Fall, so daß ihnen von manchen früheren Beobachtern überhaupt die Reizbarkeit abgesprochen wurde[2]. Ist dies auch zu weit gegangen, da sich entweder durch Summation der Reize oder unter Zuhilfenahme von Giften, welche die zentrale Reizbarkeit erhöhen, wie Strychnin, eine Erregung immer erzielen läßt, so deutet doch

---

[1] Ludwig und Woroschiloff, Berichte der sächs. Gesellschaft der Wissensch. zu Leipzig, math.-phys. Klasse 1874, S. 296. Mott, Philos. Transact. Vol. 183, 1892, p. 1. Langendorff, in Nagels Handbuch der Physiologie, IV, 1, S. 371 ff.

[2] van Deen, in Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen. Bd. 6, 1859, S. 279. Schiff, Lehrbuch der Physiol. 1858, Bd. 1, S. 238. Pflügers Archiv, Bd. 28, 29, S. 537 ff., Bd. 30, S. 199 ff.

dieses veränderte Verhalten auf die eingetretene Einschaltung grauer Substanz hin (vgl. oben S. 124). Die letztere wird wohl besonders dadurch von großem Einfluß auf die Leitungsvorgänge, daß sie eine von der Peripherie her eintretende Bahn nicht bloß mit einer einzigen, sondern mit vielen zentralen Leitungswegen in Verbindung bringt, wobei zugleich die Widerstände, die sich auf den einzelnen Wegen der Erregung entgegensetzen, von verschiedener Größe sein können, oder unter Umständen wohl auch hemmende Wirkungen, wie wir solche gleichfalls als Folgen bestimmter Verbindungsweisen der nervösen Elemente kennen lernten (S. 138), ablaufende Erregungen aufheben oder verändern. Auf diese Weise können neben der bei den Kontinuitätstrennungen zunächst sich geltend machenden Hauptbahn stets verschiedene Nebenbahnen wirksam werden, die entweder nur bei größerer Intensität der Reize der bei erhöhter Reizbarkeit oder auch infolge des Ausfalls der Hauptbahnen in Anspruch genommen werden. Sind an einer Stelle die weißen Markstränge sämtlich getrennt, so daß nur eine schmale Brücke grauer Substanz übrig bleibt, so können immer noch Empfindungseindrücke und Bewegungsimpulse geleitet werden, nur müssen dieselben eine stärkere Intensität als gewöhnlich besitzen. Ebenso findet man, daß die Lähmungserscheinungen, die infolge der Durchschneidung einer Partie der weißen Stränge eingetreten sind, nach kurzer Zeit wieder gehoben werden, ohne daß doch eine Verheilung der Durchschnittsstelle eingetreten wäre[1]. Auf solche Neben- und Zweigbahnen weisen insbesondere auch noch diejenigen Erscheinungen hin, in denen sich der Übergang von einer Leitungsbahn auf eine andere, also die Existenz einer Verbindungsbahn zwischen verschiedenen Leitungsbahnen zu erkennen gibt. Dies sind die Erscheinungen der Mitbewegung, der Mitempfindung und der Reflexbewegung. Da dieselben zugleich wesentliche Funktionsäußerungen der Zentralorgane, namentlich des Rückenmarks sind, werden sie uns erst im nächsten Kapitel beschäftigen. Hier ist aber insoweit auf sie einzugehen, als sie auf bestimmte, im Rückenmark präformierte, wenn auch nur unter gewissen Bedingungen in Wirksamkeit tretende Leitungsbahnen hinweisen. Als Orte aller dieser Übertragungen von motorischen auf andere motorische, von sensorischen auf andere sensorische oder endlich von sensorischen auf motorische Bahnen sind wiederum die Gebilde der grauen Substanz zu betrachten, da die vollständige Trennung derselben bei Erhaltung eines Teils der vorderen und hinteren Markstränge die Erscheinungen beseitigt. Die Übertragungen innerhalb der motorischen Bahnen, die sich als Mitbewegungen äußern, finden sichtlich sowohl auf der gleichen Mark-

[1] Ludwig und Woroschiloff a. a. O. S. 297.

hälfte wie in gekreuzter Richtung statt: so geht z. B. die Innervation eines Fingergliedes sowohl auf andere Finger der gleichen Hand wie auch unter Umständen auf die Haut der anderen Körperteile über. Besonders bei den Ortsbewegungen und den pantomimischen Bewegungen beobachten wir solche bilaterale Mitbewegungen. Offenbar können aber auch mit der erregenden Innervation innerhalb einer bestimmten Bahn hemmende Miterregungen der Ursprungszellen einer andern motorischen Bahn verbunden sein: auf ein solches Verhältnis weist z. B. die Erscheinung hin, daß mit der Erregung der Flexoren eines Gliedes ein Nachlaß des Tonus in den Extensoren einhergeht[1]. Zugleich zeigt dieses Beispiel, ebenso wie das der koordinierten Bewegungen, daß solche Miterregungen innerhalb der motorischen Bahnen sich zu regelmäßigen Funktionsverbindungen stabilisieren können. Die Übertragungen innerhalb der sensorischen Leitung scheinen dagegen fast nur auf der nämlichen Rückenmarkshälfte stattzufinden, da die Mitempfindungen, die bei der Reizung einer Hautstelle beobachtet werden, in der Regel Hautstellen der gleichen Seite angehören. Derartige Mitempfindungen kommen namentlich einerseits bei Schmerzreizen, anderseits bei Kitzelerregungen vor, im letzteren Fall besonders dann, wenn die Haut durch erhöhte Reizbarkeit empfindlicher ist. Es scheinen dabei bestimmte Hautgebiete vorzugsweise einander zugeordnet, und außerdem gewisse sensible Teile, wie der äußere Gehörgang, der Kehlkopf zu Mitempfindungen vorzugsweise disponiert zu sein[2]. Dies kann wohl kaum anders als so gedeutet werden, daß einerseits innerhalb der sensiblen Leitungsbahnen bestimmte bevorzugte Verbindungswege existieren, und daß es andererseits sensible Gebiete gibt, die den Miterregungen in besonderem Maße zugänglich sind. Hinsichtlich der Leitungsbedingungen setzen aber sowohl die Mitempfindungen wie die Mitbewegungen offenbar Querleitungen voraus, die in verschiedener Höhe des Markes stattfinden können, und die sich nur dadurch unterscheiden, daß sich die motorischen Querleitungen nach allen Richtungen erstrecken, wogegen die sensorischen fast ausschließlich unilateral und vorwiegend in der Richtung von unten nach oben zu erfolgen scheinen. Übrigens können diejenigen Mitempfindungen und Mitbewegungen, die in Verbindungen von Leitungsbahnen innerhalb des Rückenmarks ihren Grund haben, niemals sicher von solchen unterschieden werden, die von Übertragungen innerhalb höher gelegener Zentren herrühren.

[1] H. E. Hering und C. S. Sherrington, Pflügers Archiv für Physiologie Bd. 63, 1897, S. 222. Vgl. oben S. 132.

[2] Mitempfindungen bei Schmerzreizen beschreibt Kowalewsky (a. d. Russ. bei Hofmann und Schwalbe, Jahresber. für Physiologie, 1884, S. 26), »konjugierte Empfindungen« bei Kitzelerregungen E. Stransky (Wiener klin. Rundschau, 1901, Nr. 24—26). Bei mir selbst finde ich besonders den Kehlkopf und äußeren Gehörgang zu Mitempfindungen disponiert.

Dies verhält sich nun wesentlich anders bei der dritten dieser Übertragungen: bei derjenigen von der sensorischen auf die motorische Bahn oder der Reflexverbindung, insofern die Rückenmarksreflexe nach der Abtrennung der höheren Zentralteile isoliert beobachtet werden können. Die in diesem Fall wahrgenommenen Erscheinungen führen nun zu dem Schlusse, daß die Zweigleitung der Reflexe aus einer großen Zahl von Leitungswegen besteht, die sämtlich mit einander zusammenhängen. Mäßige Reizung einer beschränkten Hautstelle zieht nämlich bei einem gewissen mittleren Grad der Erregbarkeit eine Reflexzuckung nur in derjenigen Muskelgruppe nach sich, welche von motorischen Wurzeln versorgt wird, die in der gleichen Höhe und auf derselben Seite wie die gereizten sensibeln Fasern entspringen. Steigert sich der Reiz oder die Reizbarkeit, so geht zunächst die Erregung auch auf die in gleicher Höhe abgehenden motorischen Wurzelfasern der andern Körperhälfte über, endlich, bei noch weiterer Steigerung, verbreitet sie sich mit wachsender Intensität zuerst nach oben und dann nach unten, so daß schließlich die Muskulatur aller Körperteile, die aus dem Rückenmark und verlängerten Mark ihre Nerven beziehen, in Mitleidenschaft gezogen wird. Jede sensible Faser steht demnach durch eine Zweigleitung erster Ordnung mit den gleichseitig und in gleicher Höhe entspringenden motorischen Fasern, durch eine solche zweiter Ordnung mit den auf der entgegengesetzten Seite in gleicher Höhe austretenden, durch Zweigleitungen dritter Ordnung mit den höher oben abgehenden Fasern, und endlich durch solche vierter Ordnung auch mit den weiter unten entspringenden in Verbindung[1]. Dieses Verbreitungsgesetz der Reflexe kann jedoch, wie wir im nächsten Kapitel sehen werden, teils durch den Einwirkungsort des Reflexreizes, teils infolge der gleichzeitigen Einwirkung anderer sensibler Reize Modifikationen erleiden. (Vgl. Kap. VI, 2.)

c. Anatomische Ergebnisse.

Mit den auf physiologischem Wege gewonnenen Ergebnissen über den Verlauf der Leitungsbahnen im Rückenmark steht das Strukturbild, das sich der mikroskopischen Durchforschung dieses Organes entnehmen läßt, durchaus im Einklang. Namentlich macht die auf Quer- und Längsschnitten zu erkennende Anordnung der Nervenzellen und der aus ihren Ausläufern entspringenden Fasersysteme unmittelbar begreiflich, daß hier neben einer Hauptbahn immer noch zahlreiche Nebenbahnen verlaufen, und daß dabei die mannigfachsten Verbindungen der verschiedenen Leitungswege existieren. Zunächst treten nämlich die Fasern der vorderen

[1] PFLÜGER, Die sensorischen Funktionen des Rückenmarks. 1853, S. 67 ff.

Wurzeln direkt in die großen Nervenzellen der Vorderhörner als deren Achsenfäden ein, während sich die Fasern der hinteren Wurzeln, nachdem sie durch die Nervenzellen der Spinalganglien unterbrochen worden sind, nach dem Eintritt in das Rückenmark zunächst in auf- und absteigende Systeme trennen, die überall feine Zweige in die graue Substanz der Hinterhörner abgeben. So bieten sich auch hier, mit den Durchschneidungsversuchen übereinstimmend, die weißen Markstränge (*l*, *m*, *n* Fig. 66) als Hauptbahnen, ihre vorderen Teile als motorische, ihre hinteren als sensorische, dar. Nebenbahnen aber für die Leitung stärkerer Erregungen sowie für die Übertragungen bei Mitbewegungen, Mitempfindungen und Reflexen können in der mannigfaltigsten Weise durch das Zellen- und Fibrillensystem der grauen Zentralmasse (*d*, *e*) vermittelt werden. Für das Verhältnis dieser verschiedenen Leitungsbahnen, namentlich der beiden funktionell am meisten von einander abweichenden, der motorischen und sensorischen, ist dann die Beziehung zu ihren Ursprungszellen und den Ausläufern der letzteren von entscheidender Bedeutung. In den innerhalb des Markes hervortretenden Eigenschaften der Zentren und der Verbreitungsgebiete der Nerven setzen sich so die Unterschiede fort, die in den Figuren 20 und 21 (S. 79) schematisch dargestellt sind. Die Fig. 67 veranschaulicht diese Verhältnisse im Zusammenhang. Jede der großen multipolaren Zellen *m* des Vorderhorns beherrscht direkt durch ihren Nervenfortsatz *n* ein peripheres Gebiet, da sich jener erst auf der Endplatte des Muskelfadens (Fig. 20) in sein Endfasernetz auflöst. Auf der andern Seite treten die aus der gleichen Zelle entspringenden Dendriten nach sehr kurzem Verlauf in die graue Masse des Vorderhorns

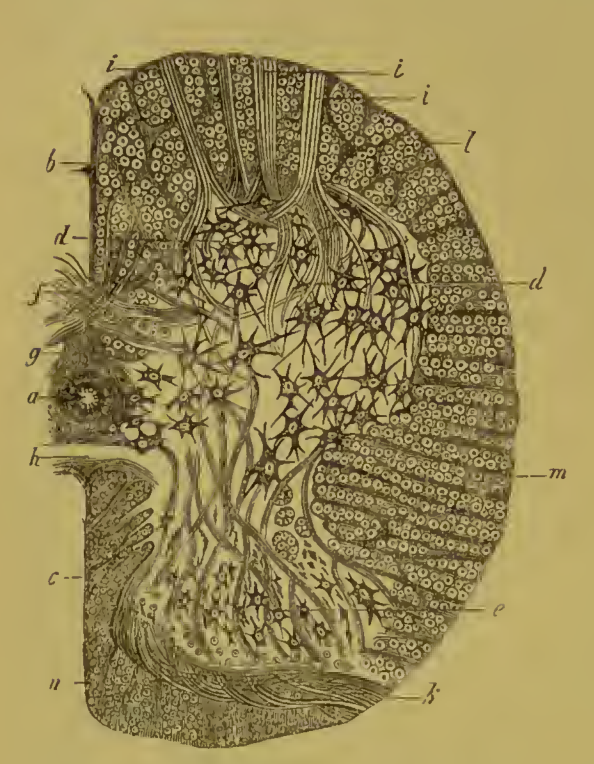


Fig. 66. Querdurchschnitt durch die untere Hälfte des menschlichen Rückenmarks, nach Deiters. (Die Ganglienzellen sind der Deutlichkeit wegen in vergrößerterem Maßstabe als die übrigen Teile dargestellt.) *a* Zentralkanal. *b* vordere, *c* hintere Längsspalte. *d* Vorderhorn mit den größeren Ganglienzellen. *e* Hinterhorn mit den kleineren Ganglienzellen. *f* vordere Kommissur. *h* hintere Kommissur. *g* gelatinöse Substanz um den Zentralkanal. *i* vordere, *k* hintere Nervenwurzelbündel. *l* Vorderstrang. *m* Seitenstrang. *n* Hinterstrang.

ein. In unmittelbarem Kontakt mit diesem Dendritennetz stehen aber die Endfibrillen des Neuriten *g* einer im allgemeinen hoch oben im Gehirn gelegenen Nervenzelle, so daß diese motorischen Leitungen sehr große Territorien umfassen; ja möglicherweise schließt eine einzelne motorische Leitung nur zwei Neuronen ein (N_I und N_{II} Fig. 20), deren eines von der Vorderhornzelle *m* bis zur Peripherie des Körpers reicht, während das andere mit einer der im Vorder- und Seitenstrang (*l*, *m* Fig. 66) verlaufenden Fasern beginnt und in einer Zelle der Hirnrinde endet. Daneben stehen dann noch andere der zu den Vorderhornzellen gehörenden Dendriten mit den Fortsätze der kleinen Zellen *s* der Hinterhörner und den zwischen Vorder- und Hinterhörnern zerstreut liegenden kleinen Schalt- oder Kommissurenzellen *c* in Kontakt, Verbindungen, in denen wir wohl die Substrate der Reflexleitungen erblicken dürfen. Wesentlich anders verhält sich der Verlauf der sensorischen Nervenbahnen. Hier bildet die Spinalganglienzelle *sp* den Mittelpunkt eines Gebiets, dessen eine Hälfte sich durch die peripher gerichteten Fortsätze *h* bis in die sensibeln Enden des Tastorgans erstreckt (Fig. 21, S. 79), während die andere in dem zentralen Fortsatz *f* dem Zentrum zugekehrt ist und dann in der hinteren Markhälfte in einen auf- und absteigenden Zweig (*a* und *d*) zerfällt. Aus jedem dieser Zweige kommen zahlreiche Kollateralen hervor, deren Endverzweigungen mit den kleinen Hinterhorn- und Kommissurenzellen in Kontakt stehen; die beiden Hauptzweige selbst lösen sich aber schließlich

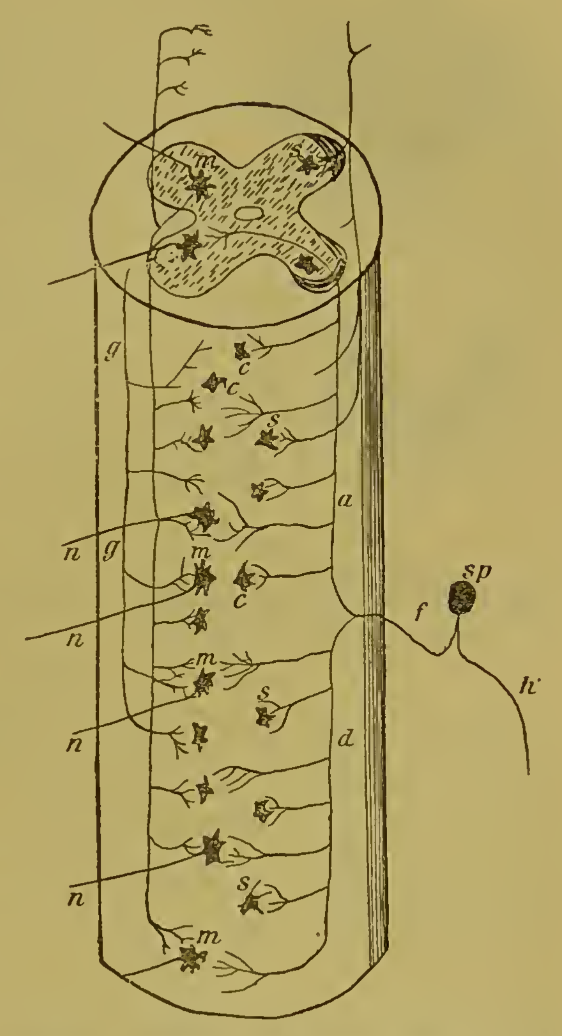


Fig. 67. Schema der Zellen- und Faserverbindungen im Rückenmark, nach verschiedenen Darstellungen RAMON Y CAJALs kombiniert. *m* Zellen der Vorderhörner, *s* der Hinterhörner. *c* Kommissurenzellen. *sp* Spinalganglienzelle. *h* ihr peripherer, *f* ihr zentraler Fortsatz. *a* dessen aufsteigender, *d* dessen absteigender Zweig. *n* Neuriten der motorischen Zellen *m*. *g* zentrale Fortsetzung der motorischen Bahn.

in Endfasernetze auf, die sich mit den Dendriten höher und tiefer gelegener Zellen berühren. Aus diesen Verhältnissen ergibt sich mit Wahrscheinlichkeit, daß die Kollateralen den verschiedenen Nebenbahnen entsprechen, auf denen Übertragungen, namentlich Reflexübertragungen, stattfinden, während die auf- und absteigenden Fasern die Hauptbahn bilden. Dabei unterscheidet sich jedoch diese sensorische von der motorischen Hauptbahn wesentlich dadurch, daß sie im allgemeinen eine größere Zahl von Zwischengliedern durchläuft, so daß man sie sich aus einer Menge übereinander geordneter Neuronenketten zusammengesetzt denken kann. Darum scheint sich hier zugleich die Hauptbahn weniger scharf in ihren Leitungsbedingungen von den in den Kollateralen beginnenden Nebenbahnen zu sondern, so daß der ganze Aufbau des sensorischen Leitungssystems auf eine im ganzen losere und zugleich mannigfaltigere Gliederung hinweist.

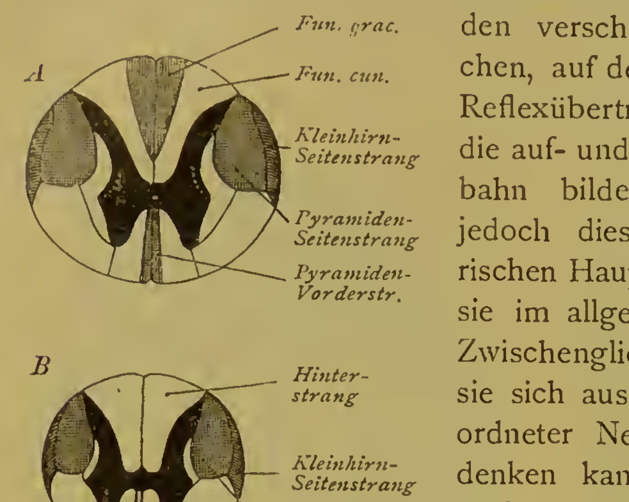


Fig. 68. Zwei Querschnitte des Rückenmarks. *A* aus der Halsanschwellung. *B* aus dem Brustteil. Nach FLECHSIG.

Zu diesen allgemeinen, durch die gleichförmigen Ursprungs- und Verbindungsverhältnisse der Nervenfasern gegebenen Eigenschaften kommen im oberen Teil des Rückenmarks weitere Bedingungen, in denen sich die in den höheren Zentralgebieten eintretenden Sonderungen der Leitungsbahnen bereits vorbereiten. Aus den vorhin genannten drei Hauptsträngen des Marks (*l*, *m*, *n* Fig. 66), dem Vorder-, Seiten- und Hinterstrang, scheiden sich nämlich zum Teil schon im Brustteil des Rückenmarks einzelne Bündel aus, in denen die in der Längsrichtung verlaufenden motorischen und sensorischen Hauptbahnen in mehrere Abteilungen zerfallen. Die Bedeutung der so auftretenden Markbündel läßt sich namentlich aus den entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhängen und aus der Verfolgung der in pathologischen Fällen eintretenden Degenerationen (S. 199 f.) erschließen. Beide Beobachtungen zeigen, daß jener Anteil der Seitenstränge, dem eine motorische Funktion zukommt, ungekreuzt in der hinteren Hälfte derselben in einem Bündel verläuft, welches auf dem Querschnitt gesehen von außen her in die graue Substanz des Hinterhornes vorspringt. Es geht weiter oben in die Pyramiden des verlängerten Marks über und heißt daher die Pyramiden-Seitenstrangbahn (Fig. 68). Ebenso verläuft der innerste Teil der

motorischen Vorderstränge, der unmittelbar die vordere Längsspalte begrenzt, ungekreuzt bis zum verlängerten Mark, wo er ebenfalls in die Pyramiden übergeht: die Pyramiden-Vorderstrangbahn. Sie bildet den auch in der Medulla oblongata ungekreuzt bleibenden Teil der Pyramiden. Die nach außen von diesem gelegenen Vorderstrangbündel bleiben zum Teil wieder ungekreuzt, zum Teil aber treten sie in der vorderen Kommissur auf die entgegengesetzte Seite. Derjenige Anteil des Seitenstrangs ferner, der den Pyramiden-Seitenstrang an der Oberfläche des Marks bedeckt, stellt eine ungekreuzt verlaufende, nach ihren Ursprungsverhältnissen sensorische Bahn dar, die durch die unteren Kleinhirnstiele nach dem kleinen Gehirn sich abzweigt: die Kleinhirn-Seitenstrangbahn. Die Hinterstränge, die ausschließlich sensorische Bahnen führen und daher von unten her den Hauptanteil der in den hinteren Wurzeln eintretenden Fasern in sich aufnehmen, sondern sich im Halsmark in zwei Strangmassen, in die dicht der Medianspalte anliegenden zarten oder GOLLschen Stränge (*Fun. graciles*), und die nach außen von ihnen gelegenen keilförmigen Stränge (*Fun. cuneati*, Fig. 68)[1].

4. Leitungsbahnen im verlängerten Mark und Kleinhirn.

a. Allgemeine Verhältnisse dieser Bahnen.

Verlängertes Mark und Kleinhirn, diese entwicklungsgeschichtlich dem Nach- und Hinterhirn (S. 151) entsprechenden Teile des Hirnstamms, bilden samt der sie vereinigenden Hirnbrücke in dem Gehirn der höheren Säugetiere und des Menschen ein zusammengehöriges System von Leitungsbahnen, das, wie schon der gröbere Verlauf der diese Teile durchsetzenden und sich in ihnen durchkreuzenden Faserzüge vermuten läßt, im wesentlichen eine dreifache Bedeutung hat. Erstens bildet dieses Gebiet den Durchgangspunkt für die Fortsetzung der aus dem Rückenmark kommenden, nach oben aufsteigenden motorischen und sensorischen Leitungsbahnen. Zweitens wiederholt sich in ihm in wesentlich komplizierterer Weise das im Rückenmark verhältnismäßig einfach angelegte Ursprungsschema neu entspringender Nerven, da der größte Teil der Hirnnerven aus besonderen grauen Kernen der Medulla oblongata hervorkommt. Drittens finden sich hier nicht nur mannigfache, meist selbst wieder durch Nervenzellenlager unterbrochene Verbindungsleitungen zwischen den verschiedenen durchlaufenden und neu entspringenden Bahnen,

---

[1] FLECHSIG, Über Systemerkrankungen im Rückenmark, S. 30 ff. BECHTEREW, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, 1899, S. 17 ff. EDINGER, Vorlesungen[7], I, S. 113 ff.

sondern es tritt auch noch in den Fasermassen, die dem Kleinhirn von der Stammleitung aus zugeführt werden und von jenem aus wieder zu dieser zurücklaufen, eine in die Hauptleitung eingeschaltete Nebenleitung von mächtigem Umfang hinzu. Infolge dieser Verhältnisse werden begreiflicherweise die Verlaufsformen in diesen sowie in den sich anschließenden Gebieten des Mittel- und Zwischenhirns so überaus verwickelte, daß an eine völlige Aufhellung derselben noch nicht zu denken, eine physiologische und psychologische Verwertung der bis dahin ermittelten Strukturzusammenhänge aber vorläufig um so unmöglicher ist, je mehr die Bedeutung gewisser, hier besonders hervortretender Leitungsbahnen, wie z. B. der ganzen nach dem Kleinhirn gerichteten Schaltleitung, noch im Dunkeln liegt. Bei dem gegenwärtigen Stand der Kenntnisse ist daher die nähere Verfolgung der meisten dieser Fasersysteme von ausschließlich anatomischem Interesse. In physiologischer Beziehung kann sie höchstens insofern einen gewissen Nutzen haben, als sie eben die ungeheure Verwicklung der hier obwaltenden Verhältnisse der Leitung veranschaulicht. Wir werden uns darum auf die Hervorhebung derjenigen Zusammenhänge beschränken, die geeignet sind, ein allgemeines Bild von dem Verlauf der Leitungsbahnen im großen zu geben, und nur auf solche etwas näher eingehen, die für die physiologischen und psychophysischen Beziehungen der zentralen Prozesse von Bedeutung zu sein scheinen. Für das Studium speziell der im Hinter- und Mittelhirngebiet in Betracht kommenden Leitungsverhältnisse kann nun aber zugleich die für die allgemeine Orientierung der Leitungsbahnen im Rückenmark wertvolle physiologische Methode der Sonderung der Bahnen mittels der Trennung einzelner Faserzüge kaum mehr in Betracht kommen, da die in dieser Richtung namentlich in der älteren Physiologie ausgeführten Versuche wegen des verwickelten Verlaufs und des unsichern Ursprungs der Bahnen ein unzweideutiges Ergebnis unmöglich liefern können. Vielmehr lassen sich auf solchem Wege höchstens einige Anhaltspunkte für die Beurteilung der Gesamtfunktion der Organe oder einzelner Teile derselben gewinnen. Mit Rücksicht hierauf werden uns die betreffenden Beobachtungen erst im nächsten Kapitel beschäftigen. Für das Problem der Leitungsrichtungen dagegen hat sich schließlich als die fruchtbarste Methode, neben der unmittelbaren morphologischen Analyse des Zusammenhangs der einzelnen Faserzüge, namentlich die Verfolgung des Verlaufs der Degenerationen in den von ihren Ursprungszentren getrennten Fasern erwiesen.

b. Fortsetzungen der motorischen und sensorischen Bahnen.

Auf den angegebenen Wegen läßt sich nun vor allem die einfachste Aufgabe, die sich in diesem Gebiet darbietet, die weitere Verfolgung der aus dem Rückenmark aufsteigenden motorischen und sensorischen Leitungsbahnen, wenigstens für die motorischen Teile derselben verhältnismäßig befriedigend beantworten. Als die mächtige Fortsetzung der in den Seiten- und Vordersträngen des Rückenmarks verlaufenden motorischen Hauptleitung lernten wir bereits die Pyramidenbahn (Fig. 68, S. 212, vgl. Fig. 46, S. 162) kennen. Der nähere Verlauf dieser Bahn ist durch die bei Zerstörungen ihrer Gehirnendigungen eintretende absteigende Degeneration ziemlich vollständig ermittelt: sie ist die Fortsetzung jener Abzweigung der motorichen Hauptbahn, die im hinteren Teil der Seitenstränge und an der inneren Grenze der Vorderstränge im Rückenmark verläuft (Fig. 68 *B*). Nachdem der Vorderstranganteil dieser Bahn schon im Halsteil des Rückenmarks auf die andere Seite getreten ist, erfährt an dieser Stelle auch das stärkere Seitenstrangbündel eine vollständige, deutlich schon von außen sichtbare Kreuzung (Fig. 47 *p*, S. 163). Die zentrale Fortsetzung erfolgt dann bis zur Großhirnrinde ohne jede Unterbrechung durch graue Substanz. Die Fig. 69 veranschaulicht schematisch diesen Verlauf der längsten und bis jetzt am besten gekannten aller zentralen Leitungsbahnen. Nachdem sie die Brücke durchsetzt haben, treten die Fasern der Pryamidenbahn in dem Fuß des Hirnschenkels (*f* Fig. 56, S. 175) zwischen Linsenkern und Sehhügel, dann in dem Raum zwischen Linsenkern und Schweif des Streifenhügels nach oben, um hier in den Stabkranz überzugehen, in welchem

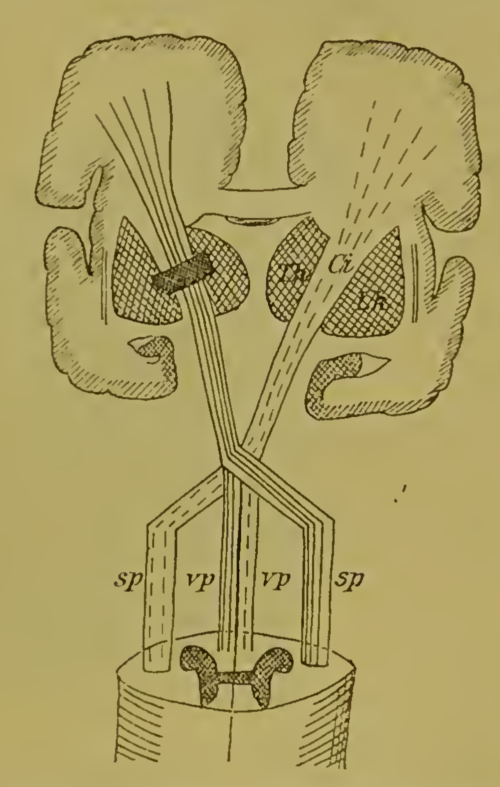


Fig. 69. Verlauf der Pyramidenbahnen beim Menschen, nach EDINGER. Die Fasern zur linken Hirnhälfte sind durch ausgezogene, die zur rechten durch unterbrochene Linien angedeutet. Das Schema veranschaulicht zugleich den Verlauf der sekundären Degeneration bei einem in der Capsula interna links bestehenden Erkrankungsherd. *sp* Seitenstranganteil, *vp* Vorderstranganteil der Pyramidenbahn. *Th* Thalamus. *Lk* Linsenkern. *Ci* Verlauf der Pyramidenfasern durch die innere Kapsel des Linsenkerns. (Vgl. hierzu den Hirndurchschnitt Fig. 56, S. 175.)

sie vornehmlich diejenigen Fasermassen bilden, die in der Region der Zentralwindungen und ihrer Umgebung endigen[1] (*VC*, *HC* Fig. 65, S. 191). Ein Teil der auf diese Weise verhältnismäßig wohl umschriebenen Bahn dient, wie die nach Läsion der Pyramiden und ihrer Fortsetzung im Hirnschenkel eintretenden Lähmungen beweisen, jedenfalls der Leitung der Willensimpulse. In der Tierreihe bildet die Pyramidenbahn unter allen im Hirnstamm zusammengefaßten Fasersystemen dasjenige, das am meisten für die Gesamtentwicklung der höheren Zentralorgane einen Maßstab abgibt. Bei den niederen Wirbeltieren fehlen die Pyramiden ganz. Bei den Vögeln erst schwach entwickelt, nehmen sie dann in der Säugetierreihe bis herauf zum Menschen an Mächtigkeit zu, während zugleich das in der Pyramidenkreuzung zur entgegengesetzten Seite übertretende Seitenstrangbündel gegenüber den schon im Rückenmark sich kreuzenden Vorderstranganteilen immer stärker wird. Ein nach der Ausscheidung der Pyramidenfasern zurückbleibender Teil der motorischen Bahn, der durch die Pyramiden in die Tiefe gedrängt wird, läßt sich zum Teil bis in das Mittelhirn verfolgen. Er besteht hauptsächlich aus Teilen des Vorderstrangs (*mf* Fig. 70). Ein Teil dieser Vorderstrangreste sammelt sich schließlich im Innern der runden Erhabenheiten zum »dorsalen Längsbündel« (*hl* Fig. 72), das im weiteren Verlauf durch die Brücke mit den grauen Kernen derselben und namentlich, wie es scheint, mit Ursprungszentren der Augenmuskelnerven sowie mit dem Kleinhirn Verbindungen eingeht[2]. Demnach darf man vermuten, daß diese dem Mittelhirngebiet zugeführten Teile der motorischen Leitung hier Miterregungen vermitteln; speziell die Verbindungen des dorsalen Längsbündels mögen wohl auf Verbindungen der motorischen Innervation des Auges und der Skelettmuskeln hinweisen, wie sie bei den Ortsbewegungen und den räumlichen Orientierungen des Körpers eine Rolle spielen.

Unvollkommener als die motorische ist die sensorische Bahn in ihrem Verlauf durch das verlängerte Mark verfolgt. Der Grund hierfür liegt wesentlich darin, daß die schon im Rückenmark hervortretende Eigenschaft der sensorischen Leitungen, nicht in ununterbrochener Kontinuität, sondern durch eine Kette von Neuronen zu verlaufen, hier in gesteigertem Maße wiederkehrt, indem nun größere Zellenansammlungen besondere Kerne bilden, die in die Leitung eingeschaltet sind. Solche Kerne haben dann wohl meist zugleich die Bedeutung von Durchgangsstationen, in denen sich eine bisher einheitliche Bahn in mehrere, nach

[1] Charcot, Leçons sur les localisations etc. p. 145 ff. Flechsig, Über Systemerkrankungen S. 42 ff. Edinger, Vorlesungen[7], I, S. 157 ff.

[2] Edinger, a. a. O. S. 248. Ramon y Cajal, Beitrag zum Studium der Medulla oblongata, 1896, S. 52 ff.

verschiedenen Richtungen auseinandergehende Zweige sondert. Die Hauptanteile der sensorischen Bahn treten so zunächst innerhalb des verlängerten Marks in die den zarten und keilförmigen Strängen eingelagerten grauen Massen (Fig. 68 *A* und Fig. 46, S. 162). Weiterhin setzt sich dann die sensorische Bahn in ein dicht hinter den Pyramiden gelegenes Bündel fort (Fig. 70 *l*), das unmittelbar über der Pyramidenkreuzung (Fig. 47 *p*) an die Vorderfläche des Marks tritt, um hier eben-

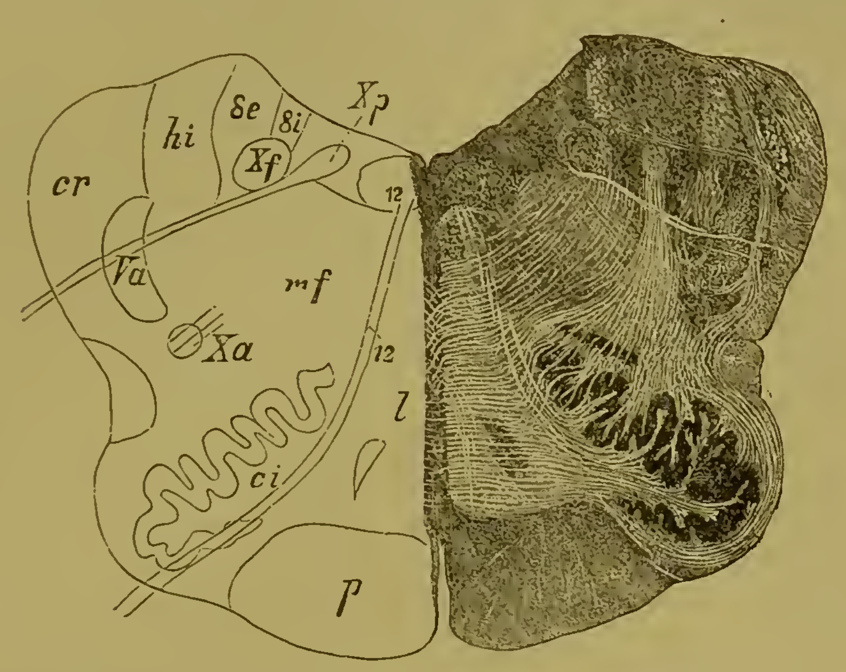


Fig. 70. Querschnitt durch das verl. Mark, 4mal vergr. Nach WERNICKE. *p* Pyramide. *ci* Olive. *l* Schleifenschicht mit Fasern aus den Oliven und Vorderstrangbündeln. *mf* motorisches Feld (Vorderstrangbündel, später der Haube sich anschließend). *hi* Hinterstrangreste (ebenfalls in die Haube übergehend). *cr* Strickkörper und Kleinhirnstiel. *12* Kern und Wurzel des Hypoglossus. *Va* aufsteigende Quintuswurzel. *8e* äußerer, *8i* innerer Acusticuskern. *Xf* gemischte Glossopharyngeuswurzel. *Xp* hinterer, *Xa* vorderer Vaguskern.

falls eine Kreuzung zu erfahren und in die im äußeren und oberen Teil der Hirnschenkelhaube verlaufende Schleife des Hirnschenkels sich fortzusetzen. Auf diese Weise bildet die Schleifenkreuzung (früher auch »obere Pyramidalkreuzung« genannt) ebenfalls eine Fortsetzung der bereits im Rückenmark erfolgten Kreuzungen von Rückenmarksfasern. Andere den Hintersträngen entstammende sensorische Fasern (*ci* Fig. 70) gehen in die eigentliche Haube über, die demnach Teile der motorischen (*mf*) und der sensorischen Bahn in sich vereinigt. Alle diese sensorischen Fasern enden in den grauen Massen der Vier- und Sehhügelregion, aus der schließlich die weiteren Fortsetzungen der sensorischen Bahn zur Hirnrinde hervorgehen.

c. Ursprungsgebiete der Hirnnerven und graue Kerne der Medulla oblongata.

Die hier im allgemeinen geschilderten Verlaufsverhältnisse der motorischen und sensorischen Bahnen erfahren nun eine wesentliche Komplikation durch zwei weitere Tatsachen. Die erste besteht in dem Ursprung zahlreicher neuer sensorischer und motorischer Bahnen, die von den Hirnnerven herstammen und sich dann teils den Bahnen der Rückenmarksnerven anschließen, teils besondere Wege einschlagen; die zweite in dem Auftreten größerer Anhäufungen zentraler Nervenzellen, welche teils Durchgangsgebiete für die von unten nach dem Großhirn aufsteigenden Leitungen, teils aber auch Abzweigungsstationen für die hier eingreifende mächtige Zweigleitung nach dem Kleinhirn darstellen. Die schwierigen und noch nicht überall sicher beantworteten Fragen nach den Ursprüngen der Hirnnerven berühren die Psychologie nur insoweit, als sie mit den Bahnen der Sinnesnerven in Beziehung stehen. Da diese zu einem großen Teil bereits dem Mittelhirngebiet angehören, so werden wir unten auf sie zurückkommen. Hier mag es genügen, zur Veranschaulichung dieser Ursprungsverhältnisse im allgemeinen auf die Fig. 72 (S. 223) hinzuweisen. Sie zeigt, wie die aus besonderen grauen Ansammlungen, den Nervenkernen, hervorkommenden Ursprungsbündel der Hirnnerven vielfach die longitudinalen Fasermassen durchkreuzen, um sich dann selbst dem allgemeinen Zug der aufsteigenden Bahnen anzuschließen. Außerdem gehen aber die meisten Ursprungsfasern, namentlich die motorischen des Augenmuskelsystems, mit denen wir uns bei den Leitungsbahnen des Gesichtssinns beschäftigen werden, sowie die gemischten, unter denen besonders der Vagus, Trigeminus und Facialis wegen ihrer vielseitigen Funktionsbeziehungen wichtig sind, Verbindungen mit weiteren im verlängerten Mark zerstreuten Kerngebilden ein. In den letzteren darf man mutmaßlich Erregungs- und Übertragungszentren für die bedeutsamen von der Medulla oblongata aus regulierten Funktionen der Herz-, Atem-, Artikulations- und mimischen Bewegungen erblicken[1].

Unter den grauen Kerngebilden dieses Hirngebiets wurde der direkt in die sensorische Bahn eingeschalteten Kerne der Hinterstränge bereits gedacht. Ihnen gegenüber scheinen eine vielseitigere, namentlich der Abgabe von Zweigleitungen bestimmte Funktion die ansehnlichsten Kerne des verlängerten Marks, die Oliven (Fig. 46 *B*, Fig. 47, S. 162 f.), zu besitzen. Sie lassen einerseits in den Neuriten ihrer Zellen Fasern entspringen, derer weiterer Verlauf ungewiß ist. Man vermutet

[1] Vgl. RAMON Y CAJAL, Medulla oblongata, S. 43, 122 ff. EDINGER, I, S. 165 ff.

teils Verbindungen mit dem Kleinhirn, teils solche mit den Seitensträngen des Rückenmarks. Anderseits gehen aus ihren gefalteten grauen Kernen zwei Fasersysteme hervor, von denen das eine in Gestalt der zonalen Fasern (*g* Fig. 48) den Olivenkern außen bedeckt und dann in die strickförmigen Körper und deren Fortsetzungen, die Kleinhirnstiele, umbiegt (*cr* Fig. 70), während das zweite, aus dem Innern des Olivenkerns hervortretend, die Mittellinie überschreitet, um sich mit den entsprechenden Fasermassen der anderen Seite zu kreuzen. Weitere Fasern aus den Oliven treten in die zwischen ihnen gelegene Längsfaserschichte und dann innerhalb des Pons in die Schleife des Hirnschenkels (*l* Fig. 70); sie scheinen sich also der sensorischen Hauptbahn nach dem Großhirn anzuschließen. Nach allem dem sind die Oliven Gebilde, die mit der Abzweigung der nach dem Kleinhirn gerichteten Leitungsbahnen in enger Beziehung stehen. Ein weiter nach oben gelegener, beim Menschen schon von der Brücke bedeckter, bei den Säugetieren am hinteren Rande derselben hervorragender Ganglienkern, die obere Olive (bei den Säugetieren auch corpus trapezoides genannt), bildet, wie wir unten sehen werden, einen wichtigen Knotenpunkt in der Hörnervenleitung.

d. Leitnngsbahnen der Brücke und des Kleinhirns.

Die Leitungsbahnen, die von der Medulla oblongata nach dem Kleinhirn abzweigen und von diesem aus wieder zu dem in der Hirnbrücke verlaufenden Hirnstamm zurückkehren, gleichen äußerlich einer Nebenschließung, die in den Hauptstrom einer Leitung eingeschaltet ist. Diesem unmittelbar sich aufdrängenden Bilde scheinen in der Tat auch die wirklichen Verhältnisse der Nervenbahnen, wie sie die Fig. 71 schematisch darstellt, zu entsprechen. Dieses Schema umfaßt zugleich die eben geschilderten motorischen und sensorischen Hauptbahnen, um deren Verhältnis zu jener nach dem Kleinhirn gerichteten Zweigbahn einigermaßen zu veranschaulichen. Das Kleinhirn der Säugetiere enthält, wie früher bemerkt, graue Substanz in der Form von Ganglienkernen und als Rindenbeleg der ganzen Oberfläche (S. 166 f.). Über die Beziehung der in das Kleinhirn ein- und aus ihm austretenden Fasern zu diesen grauen Massen ist im wesentlichen folgendes ermittelt. (Vgl. Fig. 48, S. 164.) Die Fasern der strickförmigen Körper verlieren sich, indem sie um den gezahnten Kern, namentlich an seinem vorderen Rand, umbiegen und, ohne, wie es scheint, mit der grauen Substanz desselben in Verbindung zu treten, von seiner oberen Fläche gegen die Rinde ausstrahlen, um in derselben zu endigen. Aus der Rinde gehen sodann transversale Fasern hervor, welche die mehr longitudinalen Ausstrahlungen des Strickkörpers kreuzen, um sich zu den mächtigen Brückenarmen zu sammeln. Aus dem

Innern der gezahnten Kerne kommen ferner diejenigen Bündel, die in die Fortsätze des Kleinhirns zum großen übergehen; und endlich besteht noch eine Verbindung zwischen dem gezahnten Kern und der Kleinhirnrinde, die mit den Ausstrahlungen der Strickkörper und der Brückenarme die äußeren Teile des Marks einnimmt, während die innersten von den Fortsätzen zum großen Gehirn gebildet werden. Demnach endigen die durch die unteren Kleinhirnstiele aus dem verlängerten Mark zugeleiteten Fasern wahrscheinlich sämtlich in der Rinde; von der letzteren gehen aber zwei Systeme von Fasern aus: das erste geht direkt in die Brückenarme über, das zweite scheint die Rinde mit dem gezahnten Kern zu verbinden, worauf dann aus dem letzteren die vertikal aufsteigenden Fasern der oberen Kleinhirnstiele oder Bindearme entstehen. Diese treten mit den Fortsetzungen der Rückenmarksstränge nach oben, wobei sie konvergieren, so daß sie nach vorn vom oberen Ende der Brücke die Mittellinie erreichen und eine Kreuzung eingehen. Neben dem dergestalt in zwei Abteilungen zerfallenden System der aufsteigenden Fasern finden sich schließlich noch Faserstrahlungen, die teils entferntere, teils nähere Rindengebiete miteinander verbinden: die ersteren treten zum Teil in dem Wurm von der einen auf die andere Seite.

Der weitere Verlauf der aus dem kleinen in das große Gehirn überführenden Bahnen gestaltet sich nun folgendermaßen. Die in den Brückenarmen weitergeführte Bahn scheint zunächst im vorderen Teil der Brücke in grauen Massen zu endigen, aus denen neue vertikal aufsteigende Fasern hervorkommen, die teils in die vorderen Hirnganglien, die Linsenkerne und Streifenhügel, teils direkt zu den vorderen Teilen der Großhirnrinde verfolgt werden können. Die in den oberen Kleinhirnstielen oder Bindearmen gesammelten Fasern finden in dem roten Kern der Haube (*hb* Fig. 56, S. 175) ihr nächstes Ende. Von hier aus tritt wahrscheinlich ein kleiner Teil der Fasern in den Sehhügel ein, während der größere in die innere Kapsel des Linsenkerns übergeht und von da im Stabkranz zur Großhirnrinde gelangt, um in den hinter der Zentralwindung gelegenen Teilen derselben, namentlich im sogenannten Vorzwickel, zu enden. Das den Bindearmen im Anfang ihres Verlaufs sich anschließende obere Marksegel (*vm* Fig. 48, S. 164) ergänzt wahrscheinlich die Verbindungen des Kleinhirns mit den Hirnganglien, indem es eine Leitung zu den Vierhügeln herstellt.

Nach diesen Resultaten der anatomischen Untersuchung findet sich in dem Kleinhirn ein sehr verwickelter Zusammenfluß von Leitungsbahnen. Fassen wir die letzteren als eine Zweigleitung auf, die in die direkte, unmittelbar durch Medulla oblongata und Pons vermittelte Leitung zwischen Rückenmark und Gehirn eingeschaltet ist, so führt der untere Zweig

dieser Seitenbahn teils sensorische Fasern aus dem Hinter- und Seitenstrang (Oliven-Hinterstrangbahn und Kleinhirn-Seitenstrangbahn), die das Rückenmark mit dem Cerebellum verbinden, teils motorische Bündel, die innerhalb der Brücke in die strickförmigen Körper sich abzweigen. Der obere Zweig steht durch die Brückenarme hauptsächlich teils direkt mit der Großhirnrinde, teils mit den vorderen Hirnganglien (Linsenkern und Streifenhügel) in Verbindung. Daneben besteht aber durch die Bindearme und das obere Marksegel eine Verbindung mit den hinteren Hirnganglien (Thalamus und Vierhügel). Die durch die Brückenarme vermittelte umfangreichste dieser Leitungen, die zur Großhirnrinde, strahlt nach allen Teilen derselben aus, ist aber doch vorzugsweise nach dem Frontalhirn und den an dieses angrenzenden Regionen gerichtet.

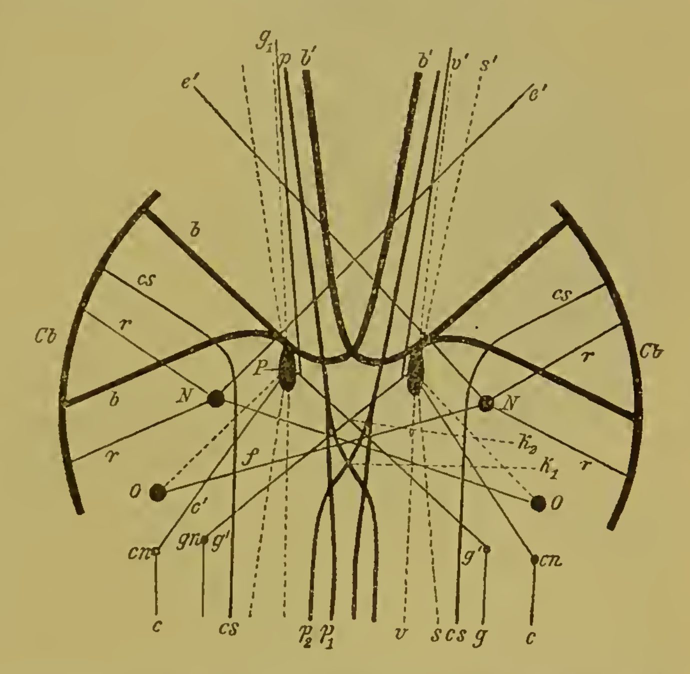


Fig. 71. Schema der Leitungsbahnen durch Brücke und Kleinhirn. *Cb* Rinde des Kleinhirns. *N* gezahnter Kern desselben. *P* graue Massen des Pons. *O* Olive. *gn* Kerne der zarten Stränge. *cn* Kerne der keilförmigen Stränge. p_1 Pyramidenvorderstrang (ungekreuzt). p_2 Pyramidenseitenstrang (gekreuzt). $v\,v'$ Vorderstrangreste. $s\,s'$ Seitenstrangreste. *g* Gollsche Stränge. *c* keilförmige Stränge. g', c' zentrale Fortsetzungen derselben. g_1 Bahn der Schleife. *f* Leitung von den Oliven zum Kleinhirnkern. *cs* direkte Kleinhirn-Seitenstrangbahn. *r* Leitung vom Kleinhirnkern zur Kleinhirnrinde. $b\,b'$ Bahn der Brückenarme. e' Bahn der Bindearme. k_1 Pyramidenkreuzung. k_2 Schleifenkreuzung.

Das in Fig. 71 gegebene Schema versinnlicht die hauptsächlichsten dieser Verhältnisse. Man erkennt zunächst die zwischen Rückenmark und Großhirnrinde direkt verlaufende Pyramidenbahn mit ihrem gekreuzten Seiten- und ungekreuzten Vorderstranganteil (p_1, p_2, p_1), sowie die übrigen motorischen Bahnen, die aus den Vordersträngen stammen und im Mittelhirngebiet durch graue Massen unterbrochen werden, von denen aus sich Fortsetzungen zur Gehirnrinde erstrecken, während andere Fasern des gleichen Systems wahrscheinlich im Mittelhirngebiet selbst endigen ($v\ v'$). Von der sensorischen Bahn tritt ein ansehnlicher, aus den Hintersträngen stammender Anteil ($g\ g'$) in der Schleifenkreuzung (k_2) auf die gegenüberliegende Seite, um sich teils in den

grauen Massen der Brücke zu verlieren, teils Faserzüge zu entsenden, die, durch graue Kerne unterbrochen, in die vorderen Gehirnregionen und schließlich zur Hirnrinde verlaufen. Dazu kommt sodann eine ungekreuzte, aus Hinter- und Seitensträngen stammende sensorische Bahn (*c c'*), die in die Haube des Hirnschenkels übergeht und in den grauen Kernen derselben ihr nächstes Ende findet. Hier schließt sich nun als eine in ihrem Ursprung ebenfalls sensorische Bahn die in den unteren Kleinhirnstielen aus den strickförmigen Körpern dem Cerebellum zugeführte ungekreuzte Zweigleitung an (*cs*), die in der Rinde des Kleinhirns, namentlich des Wurmes endet. Zu ihr kommt schließlich noch die gekreuzte, aus den grauen Kernen der Oliven hervorkommende Leitung (*f*), die in die Kerngebilde (*N*) des Kleinhirns eintritt. Diesen eintretenden stehen die austretenden, nach dem Großhirn gerichteten Bahnen gegenüber: erstens die aus dem Kleinhirnkern hervorgehenden Bindearme, die teils in die vorderen Hirnganglien, teils zur Großhirnrinde zu verfolgen sind (*e'*); und zweitens die direkt aus der Kleinhirnrinde zum Großhirn übertretenden Fasern der Brückenarme (*bb'*). Die letzteren treten zunächst in die grauen Kerne der Brücke und stehen durch diese mit den Hirnganglien, in größtem Umfange aber mit der Großhirnrinde, besonders dem Stirnteil derselben, im Zusammenhang. Vervollständigt wird endlich dieses System durch die dem Kleinhirn für sich angehörenden Verbindungsbahnen zwischen Kerngebilden und Rinde (*r r*).

Kann nach den Verhältnissen der zu- und abführenden Bahnen im allgemeinen angenommen werden, daß im Kleinhirn Leitungen von verschiedener funktioneller Bedeutung mit einander in Verbindung stehen, so findet dieser Schluß auch in der eigentümlichen Struktur der Kleinhirnrinde eine Stütze. Als die charakteristischen Bestandteile der Kleinhirnrinde haben wir schon früher (Fig. 15, S. 72) jene gewaltigen Zellen, die PURKINJEschen Zellen, kennen gelernt, die sich durch ihre vielfach sich verzweigenden und verflechtenden Protoplasmafortsätze auszeichnen. Sollte die Kleinhirnrinde der Verbindung von Fasern verschiedener Funktion, sensorischer und motorischer, dienen, wie das Verhältnis der zu- und abführenden Bahnen dies annehmen läßt, so liegt es daher nahe, in den PURKINJEschen Zellen elementare Verbindungszentren zwischen funktionell verschiedenen Faserelementen zu vermuten. Es würde dann nach Analogie mit den großen Zellen in den Vorderhörnern des Rückenmarks anzunehmen sein, daß die Dendriten zentripetale, die Achsenfortsätze zentrifugale Leitungen vermitteln, daß also jene vorzugsweise die in den Kleinhirnstielen zugeführten Erregungen aufnehmen, während sich in den Achsenfortsätzen die Leitungsbahnen sammeln, die

in den Brückenarmen zum Großhirn weiterführen, und die dort hauptsächlich mit den Innervationszentren des Vorderhirns in Verbindung zu stehen scheinen.

Darin, daß sie die aus dem kleinen dem großen Gehirn zuzuleitenden Bahnen aufnimmt und sie den vertikal aufsteigenden des Hirnschenkels beigesellt, besteht nun zugleich die wesentliche Bedeutung der Hirnbrücke, deren Entwicklung in der Tierreihe daher mit der Mächtigkeit aller dieser Leitungsbahnen, namentlich der Pyramiden und der Brückenarme, gleichen Schritt hält. Die in der Mittellinie der Brücke (bei *R* Fig. 72) von der einen zur andern Seite herübertretenden Fasern sind Kreuzungsfasern, die teils den direkten Fortsetzungen der Rückenmarksstränge durch die Brücke, teils den Brückenarmen des Kleinhirns angehören. Die Kreuzung der letzteren ergibt sich namentlich aus pathologischen Beobachtungen: Atrophie eines Großhirnlappens pflegt nämlich von einem Schwund der ungleichseitigen Kleinhirnhälfte begleitet oder gefolgt zu sein. Wie die Fasern der Brückenarme wahrscheinlich alle in Internodien grauer Substanz eintreten, bevor sie in die vertikale Bahn umbiegen, so sind auch in die unmittelbar aufsteigenden oberen Kleinhirnstiele (*ba* Fig. 72) kleinere graue Kerne eingestreut, bis jene endlich nach eingetretener Kreuzung in den roten Kernen der Haube ihr Ende finden. Auf diese Weise, durch Sammlung der von unten aufsteigenden Rückenmarksstränge sowie der seitlich und von oben herantretenden Fortsätze aus dem kleinen Gehirn,

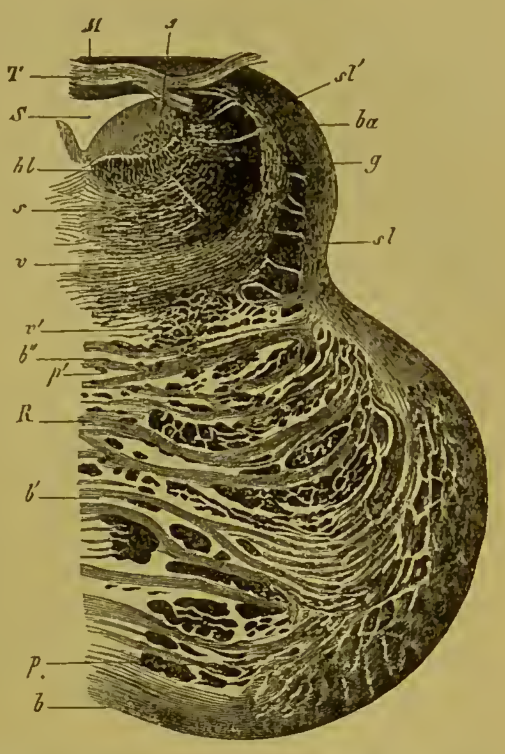


Fig. 72. Querschnitt durch die menschliche Brücke in der Höhe der Trochleariswurzel, nach STILLING. *M* oberes Marksegel. *T* Trochleariswurzel. *S* Sylvische Wasserleitung. *5* Ursprungszellen des fünften Hirnnerven in dem grauen Boden der Wasserleitung. *hl*, *v*, *v'*, *sl* Fortsetzungen der Vorderstränge. *hl* hinteres Längsbündel. *v* mittlere Vorderstrangreste zu beiden Seiten der Raphe. *v'* vordere an die Schleife grenzende Vorderstrangreste. *sl* Schleife, Fortsetzung der die Oliven umgebenden Vorderstrangabteilungen (Hülsenstränge). *sl'* Übergang der Schleifenfasern in das Dach der Sylvischen Wasserleitung. *s* Seitenstrangreste und netzförmig durchbrochene Substanz. *g* gelatinöse Substanz und Fortsetzungen der Hinterstränge. *ba* obere Kleinhirnstiele (Bindearme). *R* Raphe. *b* oberflächliche, *b'* mittlere und *b''* tiefe Querfasern der Brücke. *p* bis *p'* Fortsetzungen der Pyramidenstränge, vermischt mit grauer Substanz und den aus der letzteren hervorgehenden und aufsteigenden Fortsetzungen der Brückenarme oder mittleren Kleinhirnstiele.

konstituiert sich innerhalb der Brücke jener ganze Faserzug, der die tiefer gelegenen Nervenzentren mit den Gebilden des Großhirns verbindet, der Hirnschenkel. Nebenbei ist aber die Brücke noch durchsetzt von den Wurzelbündeln einiger höher oben entspringender Hirnnerven, deren Ursprungskerne teils auf dem grauen Boden des obersten Teils der Rautengrube, teils in der Nähe der den Zentralkanal fortsetzenden Sylvischen Wasserleitung gelegen sind.

Infolge seiner Zerklüftung durch graue Substanz und durch die Querfasern der Brückenarme zerfällt der Hirnschenkel in die zwei Abteilungen, die schon die gröbere Zerlegung des Gehirns unterscheidet: den Fuß und die Haube, von welcher letzteren als eine nach der Richtung ihres Verlaufs ihr zugehörige, im übrigen aber deutlich geschiedene Abteilung die Schleife sich sondert. Zwar stellt keine dieser Abteilungen eine vollständige funktionelle Einheit dar; vielmehr sind in ihnen sehr verschiedenartige Leitungsbahnen zusammengefaßt: immerhin scheint dieser Zweiteilung des Hirnschenkels eine erste, freilich noch rohe Sonderung der zahlreichen Leitungssysteme zum Großhirn zu entsprechen. So wird der untere Teil oder Fuß (*p*—*p'* Fig. 72) vorwiegend durch die Fortsetzungen der Pyramiden, der Vorderstrangreste und der Brückenarme gebildet. Der äußerste Teil desselben führt jene Fortsetzung aus den Hintersträngen, die in der Schleifenkreuzung auf die gegenüberliegende Seite tritt (k_2 Fig. 71). Die substantia nigra SÖMMERINGS (*Sn* Fig. 73) ist ein Ganglienkern, der, den Leitungsbahnen des Fußes zugehörend, den Fuß von der Haube trennt. Der darüber gelegene Teil, die Haube (*v'*—*hl* Fig. 72), wird zunächst durch die Seiten-, Hinterstrang- und einen Teil der Vorderstrangreste gebildet, wozu sich im weiteren Verlauf, von den in den Haubenquerschnitt eingelagerten roten Kernen (*R* Fig. 73) an, noch die oberen Kleinhirnstiele hinzugesellen (Fig. 70 *mf*, *hi*, *cr*). Die eine besondere Abteilung der Haube bildende Schleife endlich (*sl*—*sl'* Fig. 72) führt ebenfalls teils Fasern aus den Hintersträngen, teils aus den Vordersträngen und dem Cerebellum. Diesen Ursprungsverhältnissen gemäß ist der Fuß derjenige Teil des Hirnschenkels, der, insoweit er direkt aus dem Rückenmark stammt, seiner überwiegenden Masse nach motorische Bahnen führt; die Haube und Schleife sind gemischten und, wie es scheint, vorwiegend sensorischen Ursprungs. Überall treten aber zu diesen direkten Fortsetzungen der Rückenmarksysteme die Leitungen aus dem Kleinhirn als intrazentrale Bahnen hinzu. Die Brücke wird so, wie die Fig. 72 auf einem ungefähr durch ihre Mitte geführten Querschnitt erkennen läßt, zu einem außerordentlich verwickelt gebauten Gebilde, das dabei zugleich in einem verhältnismäßig kleinen Raum eine gedrängte Zusammenfassung

aller im weiteren Verlauf zum Teil weit auseinander strahlenden Leitungsbahnen enthält. Es war darum ein merkwürdiger Zufall, daß neben der Zirbel, die überhaupt kein nervöses Zentrum ist (vgl. oben S. 169), die Brücke von der metaphysischen Psychologie vergangener Zeiten mit Vorliebe als »Sitz der Seele« in Anspruch genommen wurde. Noch HERBART sprach sich für diesen Sitz aus. Handelte es sich darum, einen Gehirnteil zu finden, der durch die in einen kleinen Raum zusammengefaßte Komplikation seines Baues die zusammengesetzte Natur der physischen Substrate des Seelenlebens und damit die Absurdität jener Bemühungen um die Auffindung eines einfachen Seelensitzes veranschaulichen sollte, so würde sich darum wohl kaum eine günstigere Wahl treffen lassen[1].

5. Großhirnganglien und Leitungsbahnen der höheren Sinnesnerven.

a. Großhirnganglien.

Unter den Großhirnganglien besitzen die des Mittel- und Zwischenhirns, Vier- und Sehhügel, augenscheinlich die Bedeutung von Zwischenstationen der Leitung: auf ihrer peripheren Seite nehmen sie

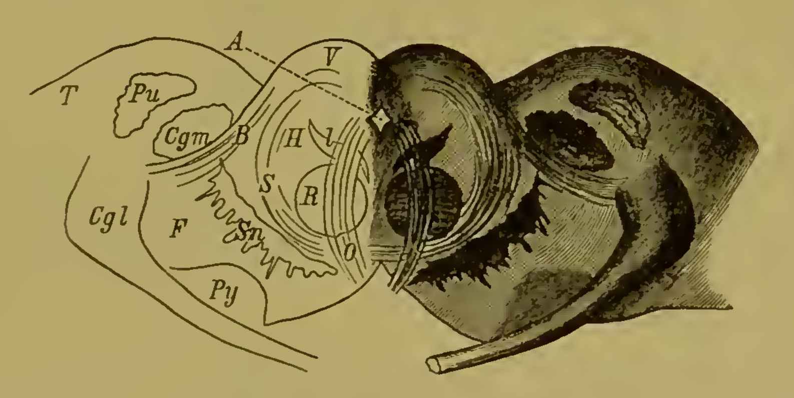


Fig. 73. Senkrechter Schnitt durch den Hirnstamm in der oberen Vierhügelgegend, zum Teil nach EDINGER. *A* Aquaeductus. *B* Arm des Vierhügels. *V* vorderer Vierhügel. *T* Thalamus. *Pu* Pulvinar. *H* Haube. *F* Fuß des Hirnschenkels. *S* Schleife. *Cgm* Corpus geniculatum mediale. *Cgl* Corp. gen. laterale. *R* roter Kern. *Sn* Substantia nigra. *Py* Pyramis. *l* dorsales Längsbündel. *O* Nervus oculomotorius.

sensorische und motorische Fasern auf, zentralwärts stehen sie mit der Großhirnrinde in Verbindung. Dem entspricht ihre Lage unmittelbar auf den Hirnschenkeln, deren Fasermassen teils unter ihnen hindurch nach dem Vorderhirn ziehen, teils nach oben in die grauen Kerne der Hügel

[1] EDINGER, Vorlesungen⁷, I, S. 183 ff.

selbst eintreten. Dabei nimmt der Thalamus nur verhältnismäßig wenig Fasern von unten auf, um dagegen sehr mächtige nach der Hirnrinde zu senden, während bei den Vierhügeln das umgekehrte Verhältnis obwaltet. Beide Hügel bilden, wie wir unten des näheren sehen werden, namentlich wichtige Knotenpunkte der Sehleitung. Der in Fig. 73 dargestellte Durchschnitt durch eine mittlere Region dieses ganzen Gebietes veranschaulicht einigermaßen diese Verhältnisse.

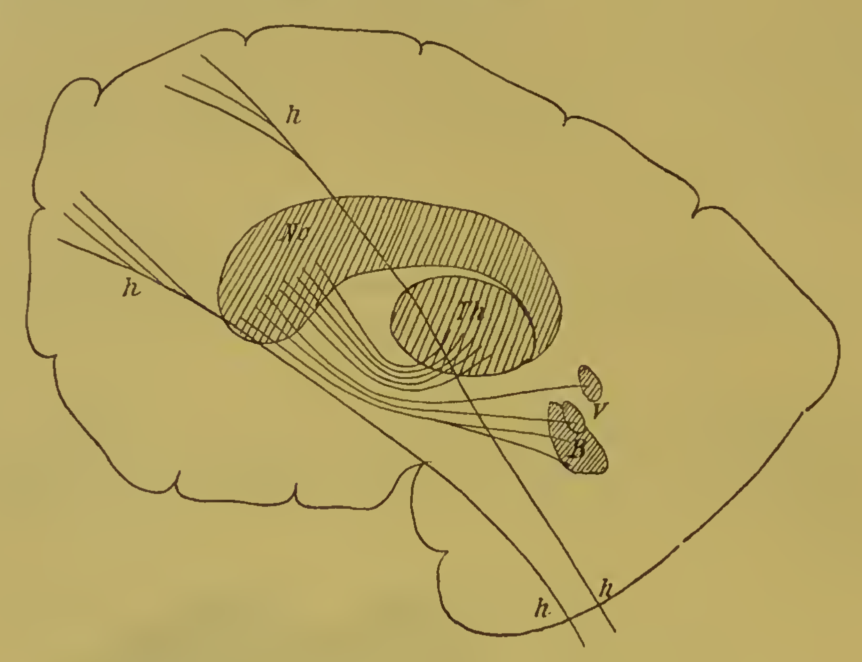


Fig. 74. Schema der Leitungsbahnen zu den vorderen Hirnhügeln, nach EDINGER. *Nc* geschweifter Kern des Streifenhügels. *Th* Thalamus. *V* Vierhügel. *B* graue Massen der Brücke (substantia nigra). Durch *h h* sind die direkt aus den Hirnschenkeln in den Stabkranz übergehenden Fasermassen angedeutet. Die Verbindungen zu dem (nicht dargestellten) Linsenkern sind vom Thalamus senkrecht gegen den Beschauer verlaufend zu denken.

Dunkler erscheint nach den in sie ein- und austretenden Fasern die Stellung der sogenannten Vorderhirnganglien, des Streifenhügels und seiner beiden Abteilungen, des geschweiften und Linsenkerns. Beide nehmen von der peripheren Seite her Fasern auf, die zum größten Teil den Ganglien des Zwischen- und Mittelhirns entstammen. Die Hirnschenkelfasern ziehen dagegen unter und zwischen diesen Vorderhirnganglien hinweg, ohne in sie einzutreten (Fig. 74). Ebenso gehen aus den grauen Massen derselben keine weiteren Verstärkungen der Stabkranzstrahlung hervor. Demnach scheinen diese Gebilde Endstationen der Leitung zu sein, analog der Hirnrinde, nicht Zwischenstationen, wie die Seh- und Vierhügel[1].

[1] EDINGER, a. a. O. S. 352. BECHTEREW, Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, S. 439.

b. Leitungsbahnen der Geschmacks- und Geruchsnerven.

Unter den in das Zwischen-, Mittel- und Vorderhirngebiet fallenden Leitungen gehören diejenigen der Sinnesnervenbahnen zu den bis jetzt am besten durchforschten und zugleich zu den relativ am meisten funktionell verständlichen. Wegen ihrer großen psychologischen Bedeutung mögen darum die wichtigsten dieser Verhältnisse etwas eingehender geschildert werden. Wir wollen dabei von den Leitungsbahnen des Geschmacks- und Geruchssinnes ausgehen, weniger deshalb, weil hier die peripheren Sinnesgebiete in nahen räumlichen und funktionellen Beziehungen stehen, als vielmehr deshalb, weil sie in gewissem Sinne typische Vorbilder der bei der Hör- und Sehleitung bestehenden weit verwickelteren Verhältnisse sind. Von diesen beiden Sinnesleitungen nähert sich nämlich die Geschmacksbahn am meisten den Einrichtungen, die uns bei den sensibeln Bahnen des allgemeinen Sinnes begegnet sind. Nachdem die leitenden Fasern das Zentralorgan verlassen haben, durchsetzen sie nur noch einmal, und zwar nahe dem Zentrum, bipolare Zellen, die den Spinalganglienzellen analog sind, um sich dann in der Peripherie des Sinnesorgans in ein Netz aufzulösen, das sich zwischen Elementen von nicht nervöser, epithelialer Natur verteilt. Umgekehrt bietet die Geruchsbahn in der ausgesprochensten Weise den Typus jener zweiten Klasse von Sinnesleitungen, deren Eigentümlichkeit darin besteht, daß zentrale Nervenzellen bis in das periphere Organ vorgeschoben sind, so daß dieses wesentlich selbst als ein Teil des Zentralorgans erscheint. (Vgl. oben S. 75 f.)

Die Bahn der Geschmacksnerven bietet übrigens ein von dem der anderen spezifischen Sinnesnerven abweichendes Verhalten auch darin, daß die Geschmacksfasern, wohl infolge ihrer Verteilung über ein räumlich ziemlich ausgedehntes Funktionsgebiet, in zwei Nervenstämmen verlaufen: die für die vordere Abteilung jenes Gebietes bestimmten in dem Lingualis (*L* Fig. 75), die für die hintere Abteilung im Glossopharyngeus (*G*). Diese Sonderung scheint aber nur eine äußerliche zu sein. Beide Geschmacksnervenbahnen entspringen nämlich aus den gleichen grauen Kernmassen am Boden der Rautengrube. Die Geschmacksfasern nach dem vordern Teil der Zunge schließen sich jedoch zunächst dem Facialis an, wo sie am Knie desselben (*F*) die Zellen eines besonderen kleinen Ganglions durchsetzen, um sich dann in der »Chorda tympani« (*Ch*) dem Lingualisstamm des Nervus trigeminus anzuschließen. Der für den hinteren Teil der Zunge bestimmte Nervus glossopharyngeus dagegen durchsetzt das Ganglion dieses Nerven. In der Peripherie lösen sich beide Nerven, wie wir bei der Betrachtung der peripheren Sinnesapparate

sehen werden (Kap. VII, 4), in Endfibrillen auf, die in und zwischen den Schmeckbechern endigen, ohne dabei, wie es scheint, mit anderen als epithelartigen Endgebilden in Kontakt zu kommen. Der in Fig. 75 übersichtlich dargestellte Verlauf entspricht demnach vollständig einer allgemeinen sensibeln Leitung, wie sie in Fig. 21 und 67 (S. 79 und 211) für die Rückenmarksnerven angegeben wurde, da man die beiden Ganglien VII und IX wohl als Analoga der Spinalganglien betrachten darf[1].



Fig. 75. Schema des Ursprungs der Geschmacksnerven, nach EDINGER. *V* fünfter Hirnnerv (Trigeminus). *L* Zungenast desselben (Lingualis). *F* Knie des Nervus facialis. *G* Glossopharyngeus. *Ch* Chorda tympani. *VII* Ganglion geniculi. *IX* Ganglion Glossoph. *Z* Zunge.

Wesentlich hiervon abweichend verhalten sich die Bahnen der Geruchsnerven, derjenigen Sinnesnerven, deren Ursprung am weitesten nach vorn liegt, so daß sie gewissen Rindenregionen des Großhirns unmittelbar genähert sind. Dadurch kommt es, daß der Olfactorius von seinem Ursprung an keinen einheitlichen Nerven bildet, sondern in der Form zahlreicher feiner Fäden direkt aus einem der Rinde zugehörigen Gehirnteil, dem Riechkolben (bulbus olfactorius, Fig. 52, S. 170) hervorkommt. In der Peripherie beginnt hier die Leitung in Zellen der Riech-

[1] EDINGER a. a. O. S. 145 f.

schleimhaut (*A* Fig. 76), die, zwischen Epithelzellen gelagert, den Charakter von Nervenzellen besitzen, die ihren Achsenfaden zentralwärts aussenden. In ihrem Verlauf nach dem Riechkolben zersplittern sich diese Achsenfäden in feine Fasern, die in einem dichten Knäuel zumeist mit den Dendriten kleiner Nervenzellen in Kontakt treten (*a*, *b*). Aus jeder dieser Zellen sammelt sich wieder ein Hauptfortsatz, der in eine große dem Riechkolben angehörige Nervenzelle (*C*) übergeht, die bereits als die nächste Hirnrindenstation der Riechbahn anzusehen ist. Von ihr aus entspringen dann weiterhin wahrscheinlich durch die seitlich abgehenden Dendriten vielverzweigte Nebenleitungen, während sich die zentripetale Hauptleitung in der Richtung der Pfeile in den auf der anderen Seite aus den Zellen hervorgehenden, in den Riechtraktus übergehenden Neuriten fortsetzt. Neben dieser über ein peripheres und ein zentrales Gebiet sich erstreckenden zentripetalen Hauptleitung findet sich nun aber noch ein zweites System zentraler Riechzellen, die nach der Richtung ihrer Fortsätze und deren Verbindungen wahrscheinlich als Knotenpunkte eines zentrifugalen Leitungssystems anzusehen sind. Aus diesen Zellen *D* geht nämlich bloß ein einziger peripher gerichteter Neurit hervor, der sich innerhalb der Glomeruli in ein feines Endfasernetz auflöst (*c*). Gegenüber dem Typus der sensibeln Tastleitung ist demnach die Riechbahn vor allem dadurch gekennzeichnet, daß das periphere Sinnesorgan selbst hier als ein peripher gelagerter Teil der Hirnrinde erscheint, womit denn auch zusammenhängt, daß die Olfactoriusfasern mehr den Charakter zentraler als peripherer Nervenfasern besitzen. Dazu



Fig. 76. Ursprung und Endigung der Riechnerven beim Menschen, nach Ramon y Cajal. *A* periphere Riechzellen. *h* Epithelzellen zwischen denselben. *a* kleine intermediäre Nervenzellen. *B* Dendriten der Glomeruli. *C* zentrale Riechzellen. *b* deren Dendriten im Glomerulus. *D* Zellen einer wahrscheinlich zentrifugalen Bahn. *c* Endsplitterungen derselben. *E* Fasern des Tractus olfactorius mit Kollateralen *f*. *e* freie Nervenendigungen.

kommt noch als ein zweites Moment die wahrscheinliche Existenz einer zentrifugal gerichteten Nebenbahn; und daran schließt sich endlich eine zentrale Verbindung der Olfactoriusgebiete beider Seiten durch die sogenannte vordere Hirnkommissur (*ca* Fig. 53, S. 172), die vermutlich die Bedeutung einer Olfactoriuskreuzung besitzt, durch die ebensowohl die zentripetalen Bahnen nach der entgegengesetzten Hirnhälfte geführt wie in zentrifugaler Richtung (durch die Bahnen *D c*) Miterregungen der peripheren Zellen *A* der entgegengesetzten Seite vermittelt werden können[1].

c. Leitungsbahnen des Hörnerven.

Nach den Verhältnissen der Nervenendigung in der Schnecke des Gehörorgans, diesem beim Menschen und bei den höheren Wirbeltieren wahrscheinlich allein der Gehörsempfindung dienenden Teil des sogenannten Gehörlabyrinths, entspricht der periphere Ausgangspunkt der Hörleitung vollständig dem Typus der Tastnervenleitung. Die Endfibrillen des Acusticus erstrecken sich nämlich in der Grundmembran der Schnecke zwischen die epithelialen und bindegewebigen Gebilde (vgl. unten Kap. VII, 4), und durchsetzen dann im Gehörgang der Schnecke (*S* Fig. 77) Gruppen bipolarer Ganglienzellen (*g*), die denen der Spinalganglien gleichen und zusammen als Ganglion spirale bezeichnet werden. Aus den Zellen dieses Ganglion spirale, welches demnach einem etwas vorgeschobenen Spinalganglion entspricht, gehen zentralwärts verlaufende Neuriten hervor, die sich in verschiedenen Ansammlungen grauer Massen, hauptsächlich aber in zwei größeren Kernen in der Region der Rautengrube, einem etwas kleineren vorderen, dem vorderen Acusticuskern (*VA*), und einem größeren hinteren, dem sogenannten Tuberculum acusticum (*Ta*), in Fasernetze auflösen, die mit den Ausläufern der hier lagernden Zellen in Kontakt treten. Aus beiden Ganglien ziehen dann in kleinerer Menge Fasern auf der gleichen Seite (*uf*), in größerer gekreuzte Fasern (*kf*) nach oben. Die ersteren gehen teils zum unteren Vierhügel, teils, der Schleife sich anschließend, direkt zur Großhirnrinde, während sich außerdem wahrscheinlich vom Tuberculum acusticum aus eine Zweigbahn mit den unteren Kleinhirnstielen nach dem Kleinhirn (*Cb*) begibt. Die größte Zahl der aus den beiden genannten Kernmassen hervorkommenden Faserzüge tritt aber teils direkt, teils durch die oberen Oliven (*Ol*), in deren jeder die Leitung durch graue Massen sich fortsetzt, auf die andere Seite und gelangt erst hier, als gekreuzte Bahn, wiederum teils zum hinteren Vierhügel (*UV*), teils in der Schleife zu dem Acusticusgebiet der Großhirn-

[1] Edinger a. a. O. S. 335 f.

rinde (*H*). Weitere in den Zellen der oberen Oliven entspringende Neuriten (*r' r'*) schlagen einen kürzeren Weg ein, indem sie sich teils direkt, teils gekreuzt zu Kernen motorischer Nerven begeben. Diese letztere Bahn ist demnach als eine Reflexbahn anzusehen. Die nach den unteren Vierhügeln gerichtete Zweigleitung setzt sich ferner, durch deren Zellenlager unterbrochen, nach den oberen Vierhügeln (*OV*) fort, von

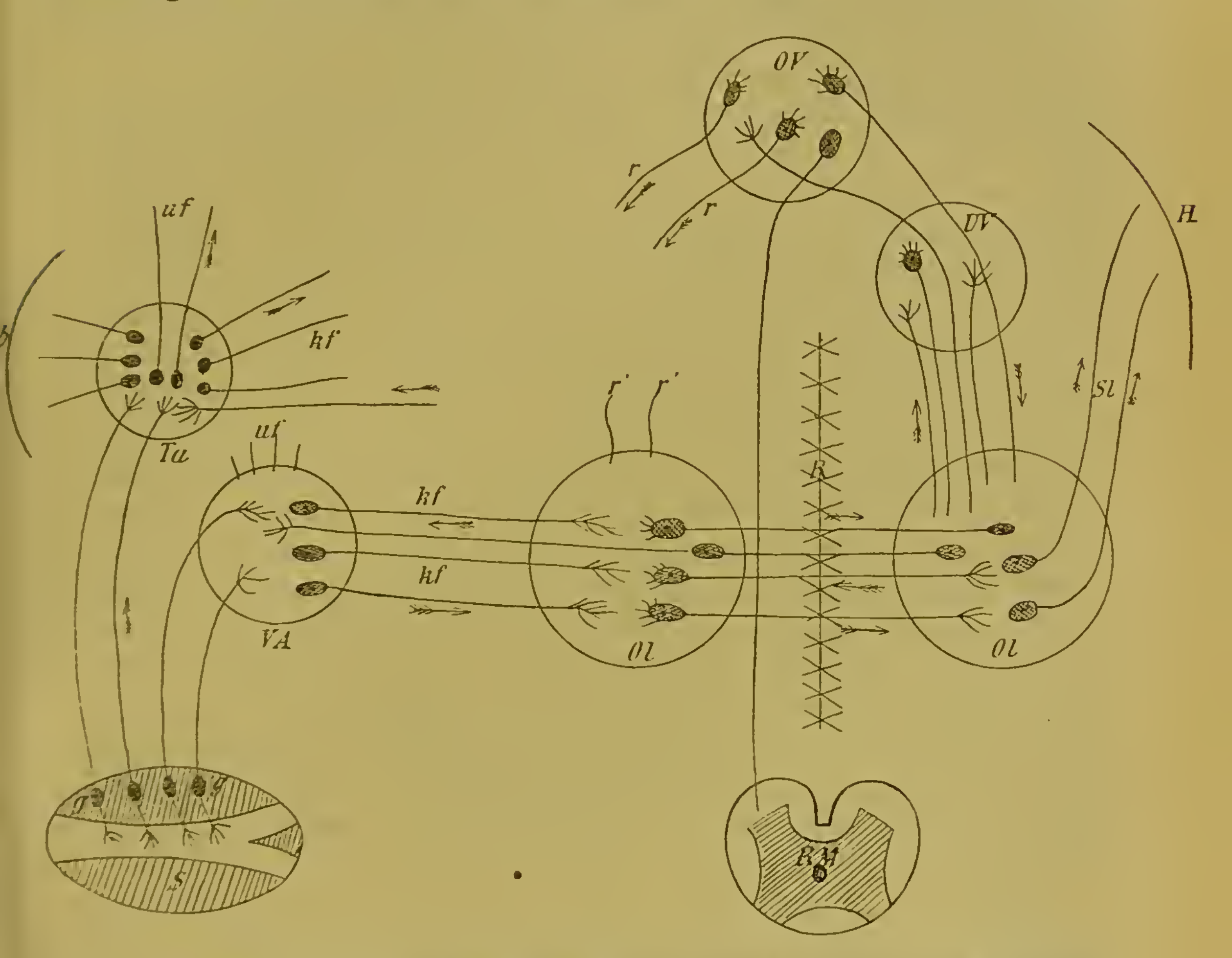


Fig. 77. Schema der Hörnervenleitung, nach HELDS Schemen kombiniert und vereinfacht. *S* Schnecke. *g* bipolare Ganglienzellen des Gangl. spirale. *Ta* Tuberculum acusticum. *Cb* Kleinhirn. *VA* vorderer Acusticuskern. *Ol* obere Olive. *R* Mittellinie des verl. Marks und der Brücke mit Kreuzungsfasern (Raphe). *RM* Rückenmark. *UV* unterer Vierhügel. *OV* oberer Vierhügel. *Sl* Schleife. *H* Hirnrinde. *r r* Reflexbahnen zu den motorischen Kernen der Augen- und Antlitzmuskeln. *r' r'* Reflexbahnen aus den oberen Oliven zu den Körpermuskeln. *uf* ungekreuzte Fasern. *kf* Kreuzungsfasern.

denen aus wiederum ein zentrifugales Fasersystem (*rr*) zu motorischen Kernen, namentlich auch zu den Kernen der Augenmuskelnerven verläuft. Demnach ist diese Vierhügelbahn wahrscheinlich ebenfalls zum einen Teil eine Reflexbahn, während zu einem anderen Teil wohl die Vierhügel eine Durchgangsstation bilden, von der aus sich eine weitere

zentripetale Leitung nach den vorderen Hirnganglien begibt. Zu den geschilderten sensorischen Leitungen kommt dann schließlich noch eine weitere zwischen den gleichen Zellenstationen der Vierhügel (*OV*, *UV*) und der Acusticuskerne (*VA* und *Ta*), die nach der peripher gerichteten Stellung der Neuriten eine zu der im Schema angegebenen entgegengesetzte Leitungsrichtung hat, also eine zentrifugale Bahn zu sein scheint, welche die zentripetale ebenfalls in ihrem größeren Anteil gekreuzt, in ihrem kleineren ungekreuzt begleitet: sie ist durch die abwärts gerichteten Pfeile angedeutet. Danach ergeben sich folgende Leitungswege: 1) die primäre, dem Typus der Spinalnerven entsprechende Bahn von den peripheren Endfasern des Hörnerven zu dem einem Spinalganglion äquivalenten Ganglion spirale und von diesem zu den im verlängerten Mark gelagerten Acusticuskernen (*VA* und *Ta*), 2) die in diesen Kernen beginnende zentripetale Hauptbahn, die sich in einen kleineren ungekreuzten und einen größeren gekreuzten Anteil sondert und, teils in den oberen Oliven, teils in anderen grauen Kernmassen unterbrochen, zur Großhirnrinde verläuft, 3) eine in denselben Kernen des verlängerten Marks beginnende ebenfalls teils ungekreuzt, teils gekreuzt verlaufende Zweigbahn nach den Vierhügeln und weiterhin wahrscheinlich nach den vorderen Hirnganglien, 4) Reflexbahnen, die teils schon in den oberen Oliven, teils erst in den oberen Vierhügeln zu motorischen Kernen überführen und namentlich auch die Bahnen der Augenmuskelnerven und der bei den Sprachbewegungen beteiligten Antlitzmuskeln in sich schließen, 5) eine wiederum in den primären Acusticuskernen beginnende Zweigbahn zum Cerebellum, und endlich 6) eine zentrifugale sensorische Bahn, die von den Vierhügelkernen ausgeht, um sich in ihrem peripheren Verlauf der entsprechenden zentripetalen Bahn anzuschließen[1].

Aus diesen Verhältnissen erhellt die ungeheure Vielseitigkeit der Beziehungen, in denen sich das Gehörorgan durch seine zentralen Bahnen befindet. Als besonders bedeutsam ist dabei, abgesehen von der doppelseitigen, gekreuzten und ungekreuzten Verbindung mit der Großhirnrinde, einerseits die Reflexbahn hervorzuheben, die die Gehörszentren mit den Ursprungspunkten von Muskelnerven, darunter mit den Zentren der Artikulationsbewegungen und der für die Orientierung des Körpers besonders wichtigen Augenbewegungen, verbindet. Anderseits tritt auch hier wiederum die Existenz zentripetaler Bahnen hervor, durch welche möglicherweise die Erregungen des gegenüberliegenden Gehörorgans oder

[1] Die obige Darstellung nach Held, Archiv für Anatomie, 1893, S. 201 ff. Vgl. auch Edinger a. a. O. S. 167 f.

auch andere sensorische Erregungen, die im Mittelhirngebiet ihre Knotenpunkte finden, in der Form von Mitempfindungen übertragen werden.

Dem von der Schnecke kommenden eigentlichen Hörnerven schließt sich in einem Teil seines peripheren Verlaufs der von dem Vorhof und den Bogengängen kommende, in der Regel ebenfalls dem Acusticus zugerechnete Zweig des achten Hirnnerven, der Nervus vestibularis, an. In seinem zentralen Verlauf scheint er jedoch andere Wege einzuschlagen, indem er besondere Kerngebilde durchwandert und schließlich auch, wie die sekundären Degenerationen lehren, in gesonderten Gebieten der Hirnrinde endet[1].

d. Leitungsbahnen des Sehnerven.

Die Sehleitung unterscheidet sich von der Hörleitung wesentlich dadurch, daß die Sehfläche selbst, analog wie die Riechfläche, ein in die Peripherie des Körpers vorgeschobener Teil des Zentralorgans ist, daher auch die Sehnervenfasern nach ihrem Austritt aus der Retina sogleich zum größten Teil den Charakter zentraler Nervenfasern besitzen. Die der Lichtempfindung ihre spezifische Qualität gebenden Zellen, die Zapfen und Stäbchen (*Z* und *S* Fig. 78), die man darum als Sehzellen zu bezeichnen pflegt, besitzen den Charakter von Sinnesepithelien, die, analog den Geschmackszellen, nur durch Kontakt mit den Endfibrillen der Optikusleitung in Verbindung stehen. In den über ihnen liegenden Retinaschichten befinden sich dann Nervenzellen in mehrfacher Lage, die sich deutlich in zwei wesentlich verschiedene Formen sondern: in die multipolaren großen Ganglienzellen (G_2), die nach dem Verhältnis ihrer Neuriten und Dendriten als nächste Ausgangsstationen der zentripetal von der Netzhaut nach dem Gehirn gerichteten Optikusleitung erscheinen, und in bipolare Ganglienzellen (G_1) sowie weitere in die Nähe der Elemente *Z* und *S* vorgeschobene (in der Figur weggebliebene) mehrstrahlige Schaltzellen. Diese Elemente bilden sämtlich ein zwischen die letzten Endfibrillen der peripheren Optikusleitung und die großen Ganglienzellen (G_2) eingeschaltetes System, das als das letzte periphere Glied der zentripetalen Sehleitung angesehen werden darf. Dazwischen finden sich außerdem Endzersplitterungen von Neuriten (*e*), die nicht aus Zellen der Retina selbst, sondern von zentraleren Regionen, wahrscheinlich den oberen Vierhügeln herstammen, da die letzteren, wie wir sogleich sehen werden, wichtige Knotenpunkte in der gesamten Sehnervenleitung bilden. Das in der Retina nach außen getretene Zentralgebiet gleicht also der Riechfläche auch darin, daß bei ihm die Verhältnisse ebenfalls auf eine

[1] Bechterew, Die Leitungsbahnen, S. 169 ff.

der zentripetalen Hauptbahn beigegebene zentrifugale Nebenbahn hinweisen[1].

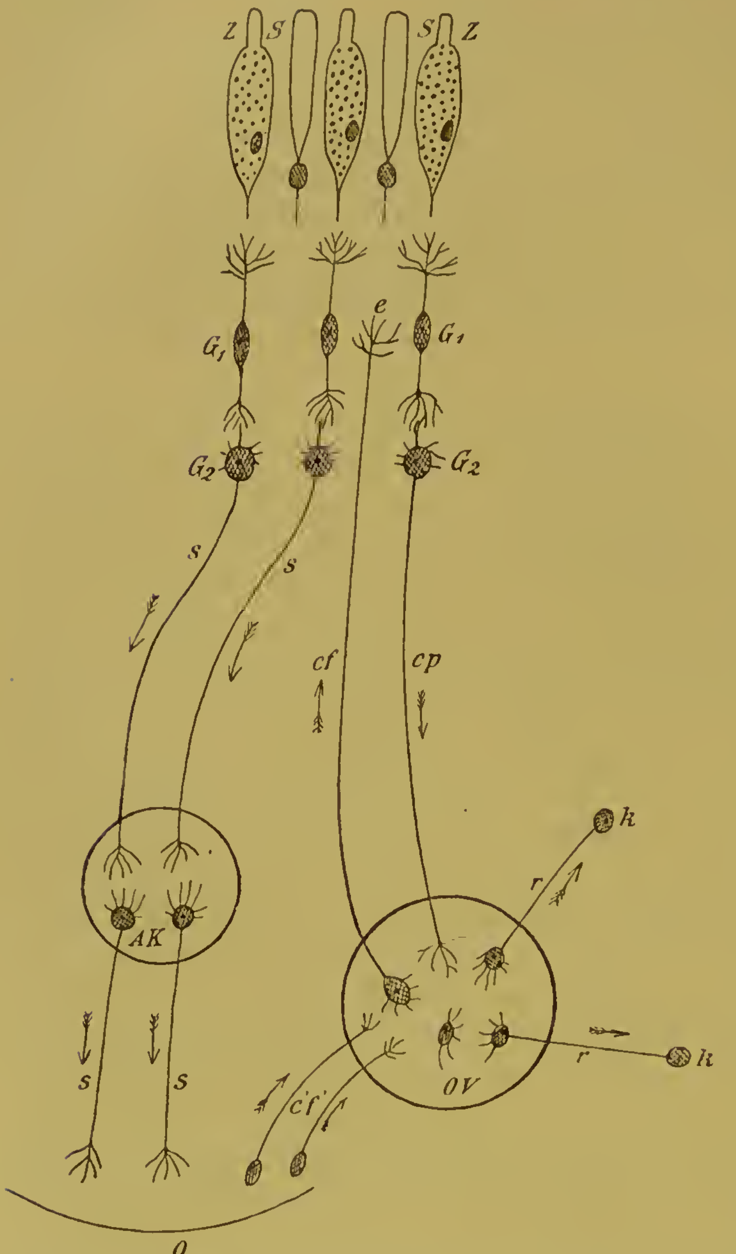


Fig. 78. Schema der Sehnervenleitung, zum Teil nach v. MONAKOW. *Z S* Zapfen und Stäbchen der Retina. G_2 große Nervenzellen der Ganglienzellenschicht. G_1 bipolare Nervenzellen. *e* Endsplitterungen zentrifugaler Optikusfasern. *OV* oberer Vierhügel. *AK* äußerer Kniehöeker. *O* Occipitalrinde. *s s* direkte Sehstrahlung. *c' f'* zentrifugale Sehleitung zum oberen Vierhügel. *cp* zentripetale, *cf* zentrifugale sensorische Mittelhirnbahn. *r r* Reflexbahnen zu den Kernen (*k k*) der Augenmuskelnerven.

Nachdem sich nun die der Hauptmasse nach zentripetal, in einem kleineren Anteil aber wahrscheinlich zentrifugal leitenden Fasern im Sehnerven gesammelt haben, tritt teils in der Sehnervenkreuzung, dem Chiasma nervorum opticorum, teils in den von den optischen Fasern durchsetzten Teilen des Mittelhirns eine für das Zusammenwirken der zwei Augen beim Sehakt überaus wichtige Verteilung in den nach dem Sehzentrum ziehenden Leitungsbahnen ein. Schon die Art, wie sich diese Verteilung allmählich phylogenetisch gestaltet, ist hier charakteristisch. Während sie nämlich bei den niederen Wirbeltieren bis herauf zu den Vögeln in einer totalen Kreuzung besteht, so daß die rechte Hirnhälfte ausschließlich die linke Optikusbahn aufnimmt und umgekehrt, treten in der Säugetierreihe von den

[1] Näheres über die nervösen Endapparate der Retina vgl. unten Kap. VII, 4.

niederen Gattungen an mehr und mehr direkte Bahnen zu den Kreuzungsfasern hinzu, bis schließlich beim Menschen die Verteilung eine annähernd gleiche geworden ist, so daß die eine, und zwar nasale Hälfte der Retina in dem Sehzentrum der entgegengesetzten, die andere, temporale Hälfte in dem der gleichen Seite vertreten ist[1]. Bestimmter als durch die direkte anatomische Untersuchung, die in diesem Fall nur schwierig den Verlauf im einzelnen zu verfolgen vermag, ergibt sich dies aus pathologischen Beobachtungen über die bei halbseitiger Zerstörung des Sehzentrums eintretenden partiellen Erblindungen. Diese Beobachtungen ergeben im wesentlichen das in Fig. 79 dargestellte Schema, in welchem die zum Sehzentrum der rechten Hirnhälfte gelangenden Fasern schraffiert, die zur rechten Hirnhälfte gehörigen weiß gezeichnet sind. Zugleich sieht man nach außen von den schwarzen Linien angedeutet, daß in der Mitte der Netzhaut rechtläufige und gekreuzte Fasern gemischt sind. Es lag nahe, in dem Chiasma der Sehnerven eine Einrichtung zu sehen, durch welche diese Verteilung der optischen Leitungsbahnen zustande komme. Diese Vermutung hat sich aber nicht bestätigt. Vielmehr scheint, wie die durch den Druck von Geschwülsten auf den Tractus opticus jenseits des Chiasmas entstehenden Sehstörungen zeigen, in dem Chiasma selbst, in dem übrigens die anatomische Untersuchung eine ziemlich verwickelte Verflechtung der Fasern nachweist, nur ein Teil der Kreuzungen einzutreten, worauf dann erst in den Gebilden des Mittelhirns auf noch nicht näher verfolgten Bahnen die Verteilung sich vollendet[2]. Danach hat jede nasale Netzhauthälfte eine gekreuzte, jede temporale eine rechtläufige Bahn. Gegenüber beiden nur einseitig im Gehirn vertretenen Netzhauthälften ist dann aber die zentrale Region des Sehens, an der die Netzhautelemente am dichtesten gelagert sind, die Macula lutea, durch eine doppelseitige Vertretung bevorzugt. Eine einseitige Zerstörung der zentralen Optikusfasern hat daher halbseitige Beschränkung des Gesichtsfeldes (Hemianopsie) zur Folge, mit Ausschluß der den Fixier-

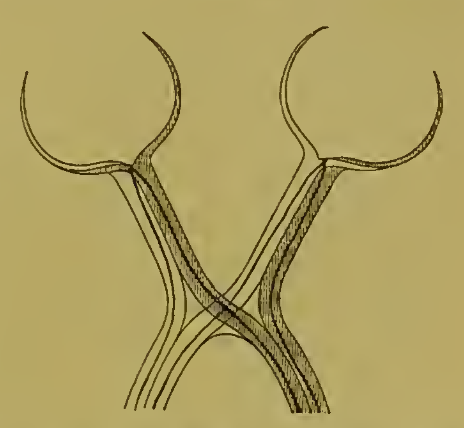


Fig. 79. Schema der Zuordnung der Sehzentren und Netzhauthälften beim Menschen, zum Teil nach GUDDEN. Die im Zentrum rechts liegenden Bahnen schraffiert, die links liegenden weiß, die doppelseitigen Vertretungen nach außen von der Mitte angedeutet (weiß und schraffiert zugleich).

[1] RAMON Y CAJAL, Die Struktur des Chiasma opticum. Deutsch von J. BRESLER. 1899.
[2] HENSCHEN, Brain, vol. 17, 1894, p. 710. BECHTEREW, Die Leitungsbahnen, S. 209 ff. VON MONAKOW, Ergebnisse der Physiologie von ASHER und SPIRO, 1902, S. 642 ff.

punkt umgebenden Stelle des direkten Sehens, die nur dann erblindet, wenn die zentrale Störung eine doppelseitige ist[1]. Auf die Beziehungen dieser eigentümlichen Verteilungsverhältnisse zu den Funktionen des Sehens werden wir unten zurückkommen.

Die dergestalt zusammengesetzte Leitung des Tractus opticus zerfällt nun, wie weiterhin die Fig. 78 unter Abstraktion von den soeben geschilderten Verhältnissen der Kreuzung schematisch veranschaulicht, jederseits wieder in zwei Bahnen, deren eine zunächst zu den äußeren Kniehöckern (*AK*) gerichtet ist, während die zweite zu dem oberen Vierhügelpaar (*OV*) verläuft. Beide Bahnen scheinen, trotz der räumlichen Nähe von Vierhügel und Kniehöcker (vgl. Fig. 48, S. 164), nicht miteinander in Verbindung zu stehen; ebenso tritt die Optikusbahn zum vorderen Vierhügel zu diesem durch die vorderen Vierhügelarme, ohne die unteren Vierhügel zu berühren. Von diesen beiden Bahnen bildet die erste, nach dem Kniehöcker gerichtete die direkte Sehstrahlung (*s s*) nach der Rinde des Occipitalhirns. In den grauen Kernen des Kniehöckers mündet sie dann in ein letztes Zwischensystem ein, dessen Achsenfasern sich schließlich in der Hirnrinde in Endfasern zersplittern. Anderseits gehen aus großen Pyramidenzellen der Rinde Achsenfasern hervor, die wahrscheinlich den in die oberen Vierhügel eintretenden Stabkranzfasern sich anschließen und demnach wahrscheinlich eine nach diesem sich ersterckende zentrifugale Leitung (*c' f'*) bilden. Die vorderen Vierhügel selbst, in denen sowohl Endsplitterungen von Fasern wie Ursprünge von Neuriten aus Ganglienzellen wie endlich mannigfache Schaltzellen vorkommen, und die ebensowohl Fasern zu dem peripheren Sinnesorgan wie solche zu den Kernen der Augenmuskelnerven entsenden, erscheinen auf diese Weise als sehr komplexe Zwischenstationen. Während sie einerseits jene zentrale von der Hirnrinde kommende Leitung aufnehmen, bilden sie nach der Peripherie hin Ursprungsstätten sensorischer und motorischer Fasern, wobei die sensorischen Leitungen wieder teils zentripetal zu ihnen hin wie zentrifugal von ihnen weg gerichtet sind. Hiernach umfassen die Fasern des Tractus opticus, wenn wir von den oben besprochenen Kreuzungsverhältnissen absehen, folgende Bahnen: 1) die zentripetale sensorische Hauptbahn (*s s*), die in der Retina in den großen multipolaren Ganglienzellen (G_2) die peripher zuströmenden Erregungen aufnimmt, dann in dem äußeren Kniehöcker (*AK*) eine wiederum durch Ganglienzellen unterbrochene Zwischenstation hat, und endlich in der Sehstrahlung des Stabkranzes zur Hirnrinde gelangt;

---

[1] Gudden, Archiv für Ophthalmologie, Bd. 25, S. 1. von Monakow, Archiv für Psychiatrie, Bd. 23, 1892, S. 619, und Bd. 24, S. 229.

2) eine sensorische zentripetale Mittelhirnbahn (*cp*), die zunächst nach den vorderen Vierhügeln gerichtet ist und schließlich wahrscheinlich in die zentrifugalen zu den Nervenkernen der Augenmuskeln verlaufenden Bahnen (*r r*) übergeht, so daß diese ganze Bahn *cp r r* eine Reflexbahn darstellt, durch die im Mittelhirn Retina und Augenmuskelnerven verknüpft sind. Dazu kommt dann noch 3) eine nach der Verbindungsweise ihrer Elemente anzunehmende zentrifugale Bahn, die wieder in zwei Anteile zerfällt: in den von der Sehrinde nach dem Mittelhirn gerichteten, in den oberen Vierhügeln endenden zentralen *c' f'*, und in den hier beginnenden und, wie wir oben sahen, in der Retina endigenden peripheren Anteil *c f*. Diese Verhältnisse machen es begreiflich, daß schon im Mittelhirn, infolge der im Vierhügel stattfindenden Übertragungen, Reaktionen auf Lichteindrücke ohne jede Beteiligung der Hauptbahn, als Reflexe auf das Augenmuskelsystem, und durch weitere Verbindungen auch als solche auf andere Körpermuskeln, ausgelöst werden können. Anderseits wird man in den nach der Richtung der Nervenverbindungen mit Wahrscheinlichkeit vorauszusetzenden zentrifugalen Bahnen teils Substrate für direkte Rückwirkungen zentraler Erregungen auf die peripheren Nervengebilde, teils aber auch wieder Übertragungsbahnen vermuten dürfen, durch welche mit Erregungen der einen Netzhaut Miterregungen der andern zentral vermittelt werden[1].

6. Motorische und sensorische Leitungsbahnen zur Großhirnrinde.

a. Allgemeine Methoden zur Nachweisung der Rindenzentren.

Der Verlauf der teils direkt aus den Hirnschenkeln, teils aus dem Kleinhirn und den Hirnganglien der Großhirnrinde zustrebenden Fasersysteme, der bis dahin, soweit es die anatomische Untersuchung und die nach der Trennung der Fasern von ihren Funktionszentren eintretenden Degenerationen gestatten, verfolgt wurde, gibt über die letzte Verteilung der zentralen Fasersysteme nur unvollkommene Aufschlüsse. Namentlich gestatten die bis jetzt zum Teil unentwirrbaren Faserverflechtungen keine zureichende Feststellung der Beziehungen, in denen die einzelnen

[1] MONAKOW, Archiv für Psychiatrie, Bd. 20, 1889, S. 714 ff. Ergebnisse der Physiol. 1902, S. 638 u. Taf. VI. BECHTEREW, Die Leitungsbahnen, S. 199 ff. RAMON Y CAJAL, Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux, 1894. Studien über die Hirnrinde des Menschen, I. Die Sehrinde, 1900. Zu der Reflexbahn *rr* zu den Kernen der Augenmuskelnerven kommt noch eine andere, die den Reflex der Lichtreizung auf die Pupille vermittelt. Sie ist noch nicht zureichend verfolgt, scheint aber wesentlich andere Wege einzuschlagen, da weder Zerstörungen der vorderen Vierhügel noch solche der Kniehöcker die Pupillenreaktion aufheben. (Vgl. BECHTEREW a. a. O. S. 215.)

Gebiete der Großhirnrinde zu den tiefer gelegenen Nervenzentren sowie zu den peripheren Körperteilen stehen. Hier treten daher der physiologische Versuch und die pathologische Beobachtung ergänzend ein: der physiologische Versuch, durch den sich am Tiergehirn eine gewisse Zuordnung bestimmter Rindengebiete zu den einzelnen motorischen und sensorischen Funktionen der peripheren Organe gewinnen läßt; die pathologische Beobachtung, die das nämliche für das menschliche Gehirn durch die Vergleichung der während des Lebens beobachteten Funktionsstörungen mit den nach dem Tode gewonnenen Sektionsbefunden zu erreichen strebt. Die durch den Tierversuch erzielten Ergebnisse lassen sich natürlich nur insoweit, als sie die allgemeine Frage der Vertretung der Körperorgane in der Großhirnrinde beantworten, auf den Menschen übertragen; über die lokale Endigung der einzelnen Leitungsbahnen im menschlichen Gehirn können dagegen nur pathologische Beobachtungen Aufschluß geben. Die letzteren sind außerdem deshalb von höherem Werte, weil bei ihnen das Verhalten der Empfindung einer sichereren Prüfung zugänglich ist, als bei den Tierversuchen; sie führen freilich anderseits den Nachteil mit sich, daß wegen der relativen Seltenheit umschriebener Läsionen der Rinde und des Hirnmantels die Erfahrungen nur langsam gesammelt werden können.

Die Tierversuche zerfallen im allgemeinen in die zwei Klassen der Reizversuche und der Ausfallsversuche, wobei wir unter den letzteren alle diejenigen Experimente verstehen wollen, bei denen es darauf abgesehen ist, die Funktion irgend eines Rindengebietes vorübergehend oder dauernd aufzuheben. Bei den Reizversuchen kommen als Reizsymptome Bewegungserscheinungen (Muskelzuckungen oder dauernde Kontraktionen) zur Beobachtung; den Ausfallsversuchen folgt die Aufhebung oder Störung von Bewegungen oder von Empfindungen. Zur Feststellung der Endigungen motorischer Leitungsbahnen kann man sich beider Versuchsweisen bedienen, während für die sensorischen Gebiete vorzugsweise die Ausfallsversuche gewählt werden müssen. Da nun aber in zahlreichen Teilen der Großhirnrinde intrazentrale Bahnen aus dem Kleinhirn und den Hirnganglien endigen, die erst nach sehr verwickelten Umwegen mit motorischen oder sensorischen Leitungsbahnen oder mit beiden in Verbindung stehen, so wird von vornherein zu erwarten sein, daß nicht jede experimentelle oder pathologische Veränderung an einer begrenzten Stelle von merkbaren Symptomen gefolgt ist; und selbst wenn solche eintreten, werden im allgemeinen nicht einfache Reizungs- und Lähmungserscheinungen, wie sie etwa bei der Erregung und Durchschneidung peripherer Nerven entstehen, zur Beobachtung kommen. In der Tat bestätigt sich dies durchaus in der Erfahrung. An

vielen Punkten verlaufen die Eingriffe symptomlos: wo Erscheinungen eintreten, da besitzen die Muskelerregungen häufig den Charakter zusammengesetzter Bewegungen; die Ausfallssymptome aber manifestieren sich als bloße Störungen der Bewegung oder als unvollkommene sinnliche Wahrnehmungen, selten und in der Regel nur bei ausgedehnteren Läsionen als vollständige Aufhebungen derselben. Demgemäß wollen wir im folgenden, um diese Vieldeutigkeit der experimentellen Erfolge an der Großhirnrinde schon im Ausdruck anzudeuten, als zentromotorische Rindenstellen solche bezeichnen, deren Reizung Bewegungen bestimmter Muskeln oder Muskelgruppen, und deren Ausrottung eine Störung dieser Bewegungen herbeiführt; zentrosensorische Stellen sollen dagegen diejenigen genannt werden, deren Entfernung irgend welche Ausfallssymptome sensorischer Art im Gefolge hat[1]. Mit diesen Ausdrücken sollen aber vorläufig weder Voraussetzungen über die Bedeutung jener Reizungs- und Ausfallserscheinungen, noch solche über die Funktion der betreffenden Rindengebiete verbunden werden. Für die Beantwortung der hier allein zu erörternden Frage nach der Endigung der Leitungsbahnen in der Großhirnrinde kommt es ja zunächst nur darauf an, mit welchen peripheren Organen die einzelnen Regionen der Rinde in einer funktionellen Beziehung stehen. Wie aber derartige funktionelle Beziehungen zu denken seien, und in welcher Weise dabei die verschiedenen Rindengebiete teils wechselseitig, teils mit den niedrigeren Zentralteilen zusammenwirken, bleibt vorläufig außer Betracht. Als ein Gesichtspunkt, der auch für die Beurteilung der Leitungsverhältnisse bedeutsam ist, mag jedoch schon hier hervorgehoben werden, daß mit Rücksicht auf die in den Zentralteilen vorliegenden verwickelten Verhältnisse von vornherein die Existenz mehrerer zentromotorischer Gebiete für eine und dieselbe Bewegung und mehrerer zentrosensorischer für ein und dasselbe Sinnesorgan möglich, und daß die Existenz von Rindengebieten, die zentromotorische und zentrosensorische Funktionen in sich vereinigen, keineswegs ausgeschlossen ist. Die Nachweisung von Reizungs- und Ausfallserscheinungen kann also immer nur andeuten, daß die betreffende Stelle der Rinde mit den Leitungsbahnen der entsprechenden Muskel- oder Sinnesgebiete in irgend einer Verbindung steht, über

[1] Ich vermeide hier die einfachen Bezeichnungen motorisch und sensorisch deshalb, damit von vornherein der wesentliche Unterschied, der hier gegenüber den Verhältnissen der Leitung in den peripheren Nerven obwaltet, angedeutet werde; die mehrfach gebrauchten Ausdrücke psychomotorisch und psychosensorisch scheinen mir ungeeignet, weil sie an eine Beteiligung des Bewußtseins oder der seelischen Funktionen denken lassen, die mindestens hypothetisch ist. Auch kommt in Betracht, daß manche nicht in der Hirnrinde gelegene Zentralteile, wie z. B. die Hirnganglien, ebenfalls in einem gewissen Grade jene Eigenschaften besitzen.

die Art dieser Verbindung werden aber nur auf Grund einer umfassenden Untersuchung der Gesamtheit zentraler Funktionen Vermutungen möglich sein. Die hierauf bezüglichen Fragen sollen darum erst im nächsten Kapitel erörtert werden.

Gegenüber den in dem verschlungenen Verlauf der Leitungswege und in den ungemein komplexen Verhältnissen der zentralen Funktionen begründeten Schwierigkeiten der Beurteilung fällt nun um so mehr die verhältnismäßige Mangelhaftigkeit und Roheit aller, auch der sorgfältigsten experimentellen Methoden ins Gewicht. Bei den Reizungsversuchen ist es niemals möglich, den Reiz lokal zu beschränken, wie es für die Ermittelung der Leitungsbeziehungen distinkter Rindengebiete wünschenswert wäre. Dazu kommen die früher berührten eigentümlichen Erregbarkeitsverhältnisse der zentralen Substanz, die negative Erfolge beinahe zu Schlüssen unverwertbar machen. Aus diesem Grunde hat man mehr und mehr den Ausfallsversuchen einen überwiegenden Wert beizumessen begonnen. Aber auch hier bietet sowohl die Ausführung der Versuche wie ihre Beurteilung Schwierigkeiten. Unmittelbar nach der Operation ist die Einwirkung auf das ganze Zentralorgan meist eine so gewaltige, daß die Symptome keinen sicheren Anhalt geben, da sie möglicherweise von der Funktionsstörung weit entfernter Hirnteile herrühren können. Fast alle Beobachter sind darum allmählich dahin übereingekommen, die Tiere längere Zeit am Leben zu erhalten und erst die später eintretenden und namentlich die bleibenden Symptome zu verwerten. Trotzdem bleiben noch mannigfache Fehlerquellen möglich: entweder können, wie GOLTZ[1] hervorhob, Hemmungswirkungen auf das ganze Zentralorgan oder auf entfernte Gebiete, namentlich wenn die seit der Operation verstrichene Zeit kurz ist, noch andauern; oder es kann, wenn man eine längere Zeit verstreichen läßt, ein funktioneller Ersatz durch andere Rindengebiete, eine stellvertretende Funktion, wie sie die pathologische Beobachtung am Menschen in zahlreichen Fällen zweifellos macht, stattgefunden haben; oder endlich, es kann im Gegenteil, wie LUCIANI[2] bemerkte, eine durch die Rindenläsion gesetzte sekundäre Degeneration tiefer gelegener Hirnzentren eingetreten und dadurch der anfangs geringere Ausfall der Funktionen verstärkt worden sein. Angesichts dieser Schwierigkeiten, bei denen Fehlerquellen verschiedenster Art und entgegengesetzter Richtung das Resultat trüben, versteht es sich von selbst, daß einigermaßen sichere Schlüsse überhaupt nur auf eine große Zahl übereinstimmender Beobachtungen, bei denen alle einfluß-

[1] GOLTZ, PFLÜGERS Archiv, Bd. 13, 1876, S. 39.

[2] LUCIANI und SEPPILLI, Die Funktionslokalisation auf der Großhirnrinde, 1886, S. 57, 153.

habenden Momente sorgfältig berücksichtigt wurden, gezogen werden können. Daß auch dann noch diese Schlüsse oft nur eine gewisse Wahrscheinlichkeit erreichen, ist unvermeidlich. Insbesondere werden dieselben eine größere Sicherheit in der Regel erst gewinnen, wenn die pathologische Beobachtung am Menschen zu übereinstimmenden Ergebnissen geführt hat.

b. Motorische und sensorische Rindenzentren des Hundegehirns.

Zentromotorische Stellen lassen sich mittels elektrischer oder mechanischer Reizversuche, wie HITZIG und FRITSCH zuerst zeigten, leicht an der Großhirnoberfläche nachweisen. Dabei erleichtern die einfachen Formverhältnisse des Karnivorengehirns (Fig. 61, S. 184) die Wiederauffindung

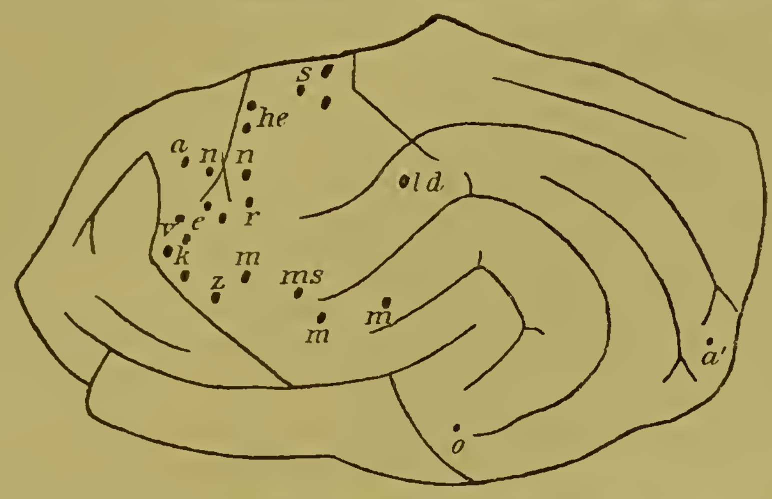


Fig. 80. Motorische Stellen an der Oberfläche des Hundegehirns, nach verschiedenen Beobachtern kombiniert. *s* Sphinkteren (ani, vaginae et vesicae). *he* hintere Extremitäten. *ve* vordere Extremitäten. *nn* Nackenmuskeln. *r* Rumpfmuskeln. *a* Augenbewegungen. *k* Kieferbewegungen. *mm* Mund- und mimische Muskeln. *z* Zungenbewegungen. *ld* Augenlidbewegungen. *o* Ohrenbewegungen. *a'* hinteres Augenmuskelzentrum.

der einmal festgestellten reizbaren Punkte. In Fig. 80 sind am Gehirn des Hundes die Hauptpunkte, für welche die Angaben der verschiedenen Beobachter im allgemeinen übereinstimmen, angegeben[1]. Die Buchstaben bezeichnen die Mittelpunkte kleinerer oder größerer Sphären, innerhalb deren die betreffenden Muskelgruppen erregbar sind. Außer diesen an der Oberfläche gelegenen Stellen können auch noch Rindenregionen der nämlichen Gegend, die in der Tiefe der Kreuzfurche verborgen liegen, mechanisch erregt werden; eine genauere Ortsbestimmung derselben ist jedoch wegen dieser verborgenen Lage kaum möglich[2]. Die motorischen

[1] LUCIANI und SEPPILLI, Die Funktionslokalisation auf der Großhirnrinde. Deutsch von FRAENKEL, 1886, S. 58, 153.

[2] FRITSCH und HITZIG, Archiv f. Anatomie und Physiologie 1870, S. 300 ff. HITZIG, Untersuchungen über das Gehirn, 1874, S. 42 ff. FERRIER, The functions of the brain [2].

Stellen nehmen demnach zum weitaus größten Teil die vordere Region des Gehirns zwischen der Riechwindung und der Sylvischen Spalte ein. Die Wirkung ihrer Reizung ist bei mäßiger Reizstärke eine gekreuzte; nur bei solchen Bewegungen, bei denen eine regelmäßige funktionelle Verbindung beider Körperhälften besteht, wie bei den Kaubewegungen, den Augenbewegungen usw., pflegt sie bilateral einzutreten. Ebenso zeigt sich bei stärkerer Reizung in der Regel eine Wirkung auf die Muskeln der gleichen Körperseite. Die Ausdehnung der reizbaren Stellen überschreitet übrigens selten einige Millimeter, und die Erregung der zwischen ihnen gelegenen Punkte ist bei schwachen Reizen von keinerlei sichtbaren Effekten begleitet. Bei stärkerer Reizung oder bei häufiger Wiederholung treten allerdings auch von solchen ursprünglich indifferenten Stellen aus Zuckungen ein; es ist aber möglich, daß diese Effekte teils von Stromesschleifen (bei elektrischer Reizung), teils von einer durch die vorangegangene Reizung entstandenen Steigerung der Erregbarkeit herrühren. Bei wiederholter Reizung gibt sich diese letztere nicht selten daran zu erkennen, daß sich die Erregung über weitere motorische Gebiete verbreitet, so daß schließlich allgemeine Krämpfe, Erscheinungen sogenannter Rindenepilepsie, entstehen können[1]. Von den durch elektrische Reizung der Stabkranzfasern ausgelösten Zuckungen unterscheiden sich ferner die durch Rindenreizung entstehenden stets auch durch jene beträchtlich längere Dauer der Latenz, wie sie der überall zu beobachtenden Verzögerung der Reizungsvorgänge in den zentralen Elementen entspricht[2]. Die ganze Anordnung der reizbaren Punkte zeigt, daß im allgemeinen die funktionell zusammengehörigen Zentren auch räumlich nebeneinander liegen. So folgen sich namentlich die Vertretungen der Skelettmuskeln in der Reihenfolge, daß die Zentren der in der Peripherie nach abwärts gelegenen Muskelgruppen in der Rinde am höchsten, die nach aufwärts gelegenen, wie die von Kopf und Antlitz, in der Rinde am weitesten nach abwärts innerhalb der motorischen Region lokalisiert sind. Mit dieser funktionellen Zuordnung hängt es wohl auch zusammen, daß einzelne Muskelgruppen d o p p e l t in der Rinde vertreten zu sein scheinen. So findet sich ein oculomotorisches Zentrum inmitten der mimischen Zentren (bei *a*); außerdem lassen sich aber noch Blickbewegungen

---

1886. Nach der 1. Aufl. übersetzt von OBERSTEINER, 1879, S. 159ff. WUNDT, Grundzüge, 1. Aufl., 1873, S. 168. LUCIANI und SEPPILLI, Die Funktionslokalisation auf der Großhirnrinde, 1886, S. 231ff. EXNER und PANETH, PFLÜGERS Archiv, Bd. 41, 1887, S. 349. FRANCK und PITRES, Arch. de physiol. 1883, p. 1, 1885, p. 149. BECHTEREW, Archiv f. Physiol., 1900, Suppl., S. 395.

[1] FRANCK, Les centres motrices du cerveau, 1887.

[2] FRANCK et PITRES, Arch. de physiol., 1885, p. 7, 149. BUBNOFF und HEIDENHAIN, PFLÜGERS Archiv, Bd. 26, S. 137.

von einer bei dem unten zu erwähnenden sensorischen Sehzentrum liegenden Stelle (*a'*) auslösen[1].

Von den Ergebnissen der Reizungsversuche unterscheiden sich nun die Ausfallserscheinungen, die man nach Exstirpation beschränkter Teile der Hirnrinde des Hundes beobachtet, in doppelter Beziehung. Erstens zeigen sie, daß die Entfernung eines reizbaren Feldes in der Regel auch Bewegungsstörungen in andern Muskelgruppen zur Folge hat, die durch Reizung des Feldes nicht erregt worden waren. So erzeugt z. B. Exstirpation des Feldes *he* in Fig. 80 mit der Lähmung des Hinterbeins zumeist paralytische Erscheinungen am Vorderbein, und umgekehrt Exstirpation des Feldes *ve* teilweise Paralyse des Hinterbeins; Zerstörung der Nacken- und Rumpfzentren *nr* versetzt die beiden Extremitäten in Mitleidenschaft, usw. Doch ist dabei immerhin die Paralyse der reizbaren Stelle eine vollständigere, als die der mitergriffenen. Zweitens kann eine Exstirpation solcher Rindenstellen, die Reizen gegenüber unwirksam sind, ebenfalls Lähmungserscheinungen hervorbringen, und zwar gilt dies nicht bloß von Rindenstellen, die unmittelbar zwischen den reizbaren in der erregbaren Zone liegen, sondern auch von solchen entfernterer Lage. Auf diese Weise zeigt sich der ganze vordere Teil des Scheitellappens und sogar noch der obere Teil der Schläferegion beim Hunde zentromotorisch wirksam. Nur die Occipital- und der untere größere Teil der Temporalgegend lassen sich entfernen, ohne daß motorische Ausfallserscheinungen auftreten. Die Fig. 81 veranschaulicht diese Verhältnisse am Gehirn des Hundes. Das zentromotorische Ausfallsgebiet ist dunkel punktiert; durch die Größe und Dichtigkeit der Punkte wird die Intensität der nach der Exstirpation der betreffenden Zone stets gekreuzt



Fig. 81. Zentromotorisches Gebiet auf der Großhirnoberfläche des Hundes. Nach LUCIANI.

[1] Bei niedereren Wirbeltieren sind nicht in gleicher Vollständigkeit wie beim Hunde bestimmte reizbare Zentren nachgewiesen. Immerhin zeigen die Versuche, namentlich beim Kaninchen, aber auch bei dem Opossum, dem Frosch, der Taube usw. im ganzen analoge Anordnungen der zentromotorischen Stellen. Vgl. LANGENDORFF, Archiv f. Phyisiol. 1869. S. 90 (Frosch). STEINER, PFLÜGERS Archiv, Bd. 50, 1891, S. 603 (Vögel). MANN, Journ. of anat. and phys., vol. 30, 1895, p. 1 ff. (Kaninchen). ZIEHEN, Arch. f. Physiol. 1899, S. 169 (Opossum).

auftretenden Ausfallserscheinungen angedeutet[1]. Die Art und Weise dieser Störungen, namentlich die Regelmäßigkeit, mit der bei Exstirpation bestimmter Stellen einzelne Muskelgruppen ergriffen werden, macht es nicht wahrscheinlich, daß es sich bei den Erfolgen an nicht-reizbaren Regionen etwa um vorübergehende hemmende Wirkungen handelt, die sich als bloße Operationswirkungen von der zerstörten auf andere unversehrt gebliebene Stellen fortpflanzen. Dieser Unterschied zwischen den Reizungs- und den Ausfallserscheinungen dürfte daher darauf hinweisen, daß die erregbaren Zonen mit den peripheren Leitungsbahnen in einer näheren Verbindung stehen als die übrigen, deren zentromotorischer Einfluß erst durch die Funktionshemmung, die ihre Entfernung herbeiführt, nachgewiesen werden kann. Übrigens ist es für die Beurteilung dieser Ausfallserscheinungen beachtenswert, daß sie keineswegs in vollständigen Muskellähmungen bestehen; sondern im allgemeinen erscheint nur die willkürliche Bewegung gehemmt, während sich die betreffenden Muskeln auf Reizung geeigneter Hautstellen noch reflektorisch verkürzen und bei der Bewegung anderer Muskelgruppen in Mitbewegung geraten können. Alle Ausfallssymptome sind ferner, so lange nicht beträchtliche Teile der Rindenoberfläche beider Hemisphären hinweggenommen sind, nicht dauernd; nach Tagen oder Monaten pflegt sich ein vollkommen normales Verhalten der Tiere wieder herzustellen, und dies geschieht um so schneller, einen je geringeren Umfang das verloren gegangene Rindengebiet besitzt[2].

Da die Nachweisung der zentrosensorischen Stellen, wie oben bemerkt, mit zureichender Sicherheit nur mit Hilfe der Ausfallserscheinungen möglich ist, so hat hier schon wegen dieser Beschränkung der Methode, vor allem aber in Anbetracht der mißlicheren Beurteilung von Empfindungssymptomen die Untersuchung mit großen Schwierigkeiten zu kämpfen. In doppelter Beziehung scheinen nun aber die durch Exstirpationen an der Hirnrinde des Hundes hervorgerufenen Empfindungsstörungen den vorhin besprochenen motorischen Lähmungen zu gleichen. Erstens sind die den einzelnen Sinnesgebieten zugeordneten Rindenregionen offenbar nicht scharf umschrieben, sondern sie umfassen stets größere Hirnteile und scheinen sogar ineinander überzugreifen. Zweitens bestehen auch hier die Störungen niemals in einer dauernden Aufhebung der Empfindung, sondern, wenn der entstandene Verlust einen geringeren Umfang hat, so können sie sich vollständig ausgleichen; trifft er einen

---

[1] LUCIANI und SEPPILLI, Die Funktionslokalisation auf der Großhirnrinde, S. 289 ff. HITZIG, Berliner klinische Wochenschrift, 1886, S. 663.

[2] Vgl. hierüber besonders GOLTZ, Über die Verrichtungen des Großhirns, 1881, S. 36, 119 ff.

größeren Teil der Rinde, so bleiben zwar dauernde Störungen bestehen, diese äußern sich aber vielmehr in einer unrichtigen Auffassung der Sinneseindrücke, als in einer absoluten Unempfindlichkeit für dieselben. So weichen Hunde nach völliger Zerstörung des Sehzentrums noch Hindernissen aus, und nach Beseitigung des Hörzentrums reagieren sie auf plötzliche Schalleindrücke, aber sie vermögen nicht mehr bekannte Objekte oder zugerufene Worte zu erkennen. Sie halten z. B. ein in den Weg gelegtes weißes Papier für ein Hindernis, das sie umgehen, oder sie verwechseln Korkstücke mit Fleischstücken, mit denen man jene untermengt hat[1]. Alle diese Erscheinungen weisen darauf hin, daß die Funktionen der Wahrnehmung in solchen Fällen aufgehoben oder gestört sind, daß aber die Entfernung der zentrosensorischen Gebiete keineswegs irgendwie der Ausrottung der peripheren Sinnesorgane äquivalent ist. In einer Beziehung weichen außerdem die Endigungen der sensorischen von denen der motorischen Leitungsbahnen ab: während die Bewegungsstörungen auf eine totale Kreuzung der Bewegungsnerven hinweisen, sind, wenigstens bei den Spezialsinnen, die Störungen doppelseitige, was auf partielle Kreuzungen im Gesamtverlauf der Nervenbahnen schließen läßt.

Die Figg. 82, 83 und 84 stellen hiernach die ungefähre Ausdehnung der Seh-, Hör- und Riechgebiete beim Hunde dar. Die Dichtigkeit der Punkte deutet wieder die Intensität der der Ausrottung der betreffenden Stelle folgenden Störungen an, wobei die schwarzen Punkte den gekreuzten, die hellen den ungekreuzten Ausfallserscheinungen entsprechen. Hiernach nimmt die Sehsphäre wesentlich den Hinterhauptslappen ein, schwächere Störungen treten aber auch von einem Teil des Scheitellappens und wahrscheinlich vom Ammonshorn aus ein; der Schläfelappen dagegen ist davon fast ganz frei. Die Hörsphäre hat in diesem letzteren ihr Zentrum, von dem aus sie sich zum Teil über den Scheitellappen sowie die Bogenwindung und das Ammonshorn zu erstrecken scheint. Endlich die Riechsphäre breitet sich um die Riechwindung als ihr Hauptzentrum aus. Neben ihr scheinen namentlich Hakenwindung und Ammonshorn beteiligt zu sein, indes nur geringe Anteile auf die Scheitelregion kommen. Während in der Seh- und Hörsphäre jedenfalls die gekreuzten Fasern überwiegen, scheinen im Olfactoriusgebiet die ungekreuzten die Mehrzahl zu bilden. Dabei ist übrigens zu beachten, daß diese Bilder lediglich die Folgen der Exstirpationsversuche veranschaulichen. Im Hinblick auf die Störung, die ein Funktionsherd infolge der Verletzung einer ihm benachbarten Stelle

[1] Goltz, Pflügers Archiv, Bd. 26, S. 170 ff., Bd. 34, S. 487 ff. Luciani und Seppilli a. a. O. S. 50 ff.

erfahren kann, ist es also wahrscheinlich, daß die eigentlichen Zentren ein engeres, in den Figuren 81—84 durch die dichteste Punktierung ausgezeichnetes Gebiet einnehmen. Anderseits freilich sprechen die Tierversuche, ebenso wie die nachher zu erörternden pathologischen Beobachtungen am Menschen, nicht für scharfe Lokalisationsgrenzen, sondern für eine Ausbreitung, die eine Interferenz der Grenzgebiete nicht ausschließt. Eine Geschmackssphäre ist am Gehirn des Hundes nicht mit Sicherheit nachzuweisen: wahrscheinlich liegt sie an den einander zugekehrten Flächen der Medianspalte im vorderen Teil des Scheitellappens[1]. Dagegen nimmt das Gebiet, dessen Zerstörung den Tastsinn und die Bewegungsempfindungen alteriert, die sich beide bei diesen Symptomen nicht voneinander trennen lassen, einen weiten Raum auf der konvexen Oberfläche des Gehirns ein. Es hat am Gehirn des Hundes



Fig. 82. Sehsphäre des Hundes. Nach LUCIANI.

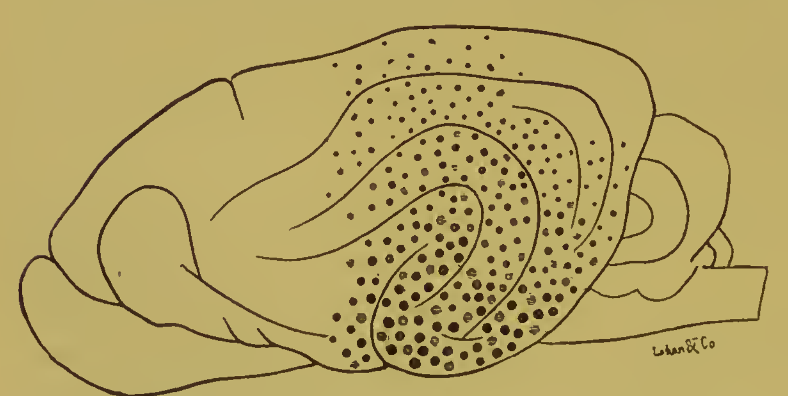


Fig. 83. Hörsphäre des Hundes. Nach LUCIANI.

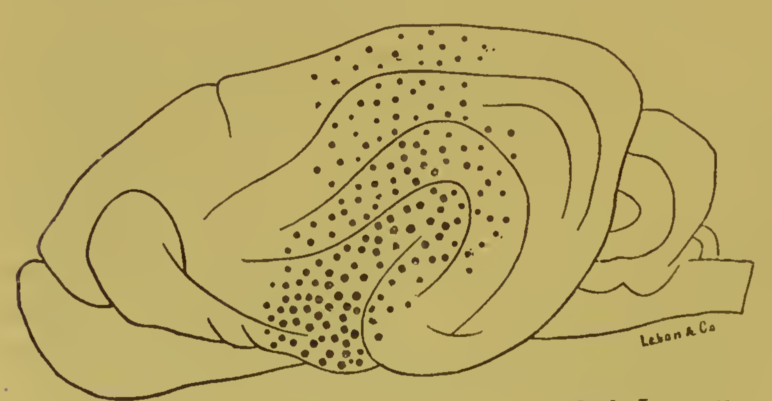


Fig. 84. Riechsphäre des Hundes. Nach LUCIANI.

[1] SCHTSCHERBACK, Physiol. Zentralbl. Bd. 5. 1891, S. 289 ff.

seinen Mittelpunkt in der vorderen Scheitelregion und erstreckt sich von da über den ganzen Stirnteil und nach hinten und unten bis an die Grenze des Occipital- und des Schläfelappens. Das zentrosensorische Gebiet des Tastsinns hat also genau die nämliche Ausdehnung, wie das zentromotorische der gesamten Körpermuskulatur, kann daher durch das schon benutzte Schema der Fig. 81 ebenfalls dargestellt werden. Diese Koinzidenz läßt es möglich erscheinen, daß in bezug auf die einzelnen Körperregionen für die Empfindungen eine ähnliche Verteilung in übereinandergreifenden kleineren Zentren stattfinden werde, wie für die Bewegungen. Übrigens gleichen die nach Abtragung der Tastsphäre entstehenden Ausfallserscheinungen durchaus den bei den Spezialsinnen geschilderten darin, daß immer nur die Störung der Wahrnehmung, niemals die im Anfang zuweilen vorhandene Empfindungslähmung einen dauernden Charakter besitzt.

c. Motorische und sensorische Rindenzentren des Affen.

Die Auffindung der Rindenzentren am Gehirn des Affen bietet wegen der großen Ähnlichkeit desselben mit dem menschlichen Gehirn (vgl. Fig. 64, S. 190) ein besonderes Interesse dar. Schon bald nach der ersten Auffindung der zentromotorischen Punkte am Hundegehirn haben daher HITZIG[1] und FERRIER[2] auch am Affengehirn die entsprechenden Punkte aufgesucht. Sie fanden, daß, übereinstimmend mit dem Verlauf der Pyramidenbahnen, die reizbaren Zentren hauptsächlich im Bereich der beiden Zentralwindungen liegen, von denen aus sie sich noch auf den oberen Teil der hinteren und mittleren Stirnwindung erstrecken. In weiteren Untersuchungen wurden dann von HORSLEY und SCHÄFER[3], sowie von HORSLEY und BEEVOR[4] jene Punkte genauer bestimmt. In Fig. 85 sind die von HORSLEY und BEEVOR an einer Meerkatze (Macacus) gewonnenen Ergebnisse dargestellt. Sie zeigen im allgemeinen, daß die Rindenzentren für den Rumpf und die Hinterextremitäten am meisten nach oben, die für die Vorderextremitäten etwas nach abwärts von ihnen, und endlich die für die Angesichts-, Kehlkopf- und Augenmuskeln nach unten gegen die Sylvische Spalte hin liegen, während die Zentren für die Bewegungen des Kopfes und der Augen von den das zentromotorische Gebiet hauptsächlich umfassenden beiden Zentralwindungen am weitesten nach vorn in die Region des Stirnhirns gerückt sind. Auch bei diesen Beobachtungen ergab sich, wie schon bei den entsprechenden Versuchen am Hunde, daß schwache elektrische Reizung nur lokal

[1] HITZIG, Untersuchungen über das Gehirn, S. 126 ff.
[2] FERRIER, Die Funktionen des Gehirns, S. 152 ff.
[3] SCHÄFER, Beiträge zur Physiologie, C. LUDWIG gewidmet, 1887, S. 269 ff.
[4] HORSLEY and BEEVOR, Phil. Transact., 1900, Vol. 179, p. 205; Vol. 181, p. 129.

beschränkte Muskelbewegungen auf der entgegengesetzten Körperseite bewirkte, wogegen bei etwas stärkerer Reizung Bewegungen auch auf der gleichen Körperseite, sowie namentlich Mitbewegungen weiterer in synergischer Tätigkeit geübter Muskelgruppen auf der gegenüberliegenden Seite eintraten. So verbanden sich z. B. bei Reizung des Rindengebiets für die Schulter leicht mit den Bewegungen dieser auch solche der Arm- und Fingermuskeln, oder umgekehrt bei Reizung der Fingerzentren mit den Bewegungen der Finger solche von Vorder- und Oberarm usw. An dem dem menschlichen Gehirn in seiner Ausbildung noch näher stehenden Gehirn des Orang-Utang fanden HORSLEY und BEEVOR die Lage der zentro-

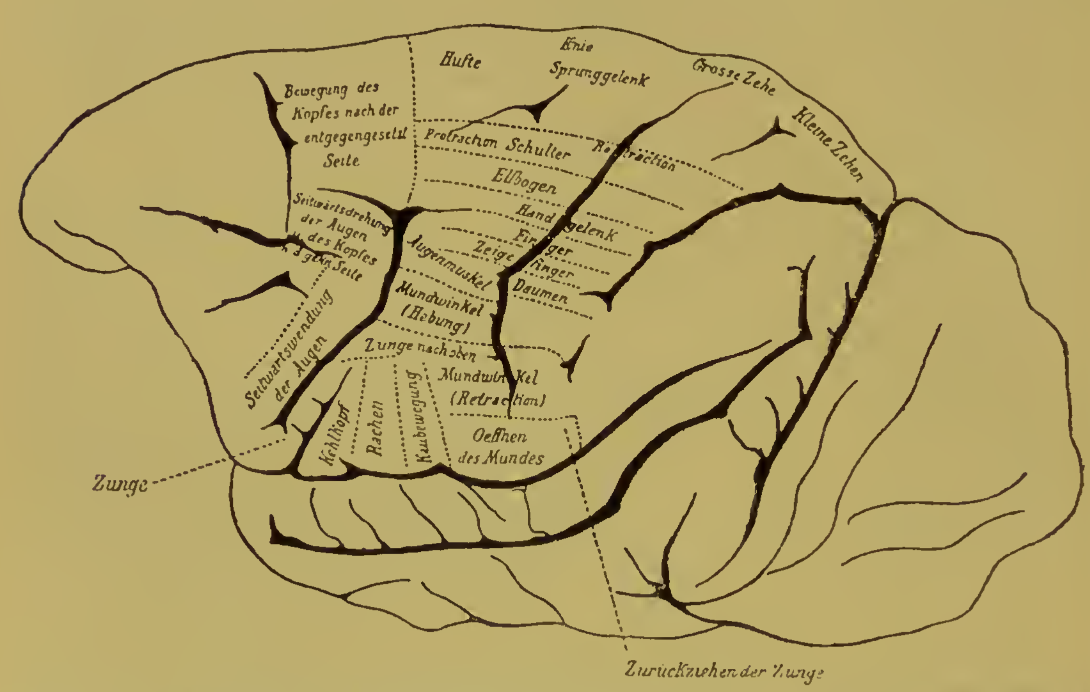


Fig. 85. Die zentromotorischen Rindenfelder am Gehirn eines Affen (Macacus sinicus), nach HORSLEY und BEEVOR.

motorischen Punkte durchaus mit der des Macacus übereinstimmend. Nur zeigten sie sich deutlicher durch kleine unerregbare Bezirke von einander gesondert. In allen Fällen waren aber die außerhalb der angegebenen Regionen liegenden Gebiete, also namentlich der vordere Teil des Stirnhirns, der Schläfe- und Occipitallappen, motorisch unerregbar. Damit stimmen auch die Befunde von SHERRINGTON und GRÜNBAUM beim Chimpanse und beim Gorilla in allem wesentlichen überein[1].

Diesen Ergebnissen der Reizung gehen die der Exstirpation ein-

[1] SHERRINGTON und GRÜNBAUM, Proc. of the Roy. Soc. vol. 69, 1901, p. 206, vol. 72, 1903, p. 152.

zelner Rindenregionen im allgemeinen parallel, abgesehen von der der Ausfallsmethode anhaftenden größeren Unsicherheit (S. 240). Auch ist es bemerkenswert, daß bei dem höher organisierten Gehirn des Affen die Ausgleichung der Störungen weniger rasch einzutreten scheint als beim Hunde, so daß hier die Ausfalls- den Reizungssymptomen etwas mehr entsprechen. Immerhin ist nach den Beobachtungen von HORSLEY und SCHÄFER die Lähmung selbst in der ersten Zeit nach der Operation nur dann auf der gekreuzten Seite eine nahezu vollständige, wenn die ganze zentromotorische Zone exstirpiert wurde, während beschränktere Zerstörungen immer nur eine Schwäche, keine völlige Aufhebung der Bewegung in den betreffenden Muskeln erkennen lassen.

Weit unsicherer ist wieder wegen der sehr viel schwierigeren Deutung der Symptome die Feststellung der zentrosensorischen Gebiete. Auch für das Gehirn des Affen sind daher die Resultate wohl nur, insoweit sie sich auf die gröbere Abgrenzung der einzelnen Sinnesgebiete beziehen, als zureichend gesichert zu betrachten. In dieser Beziehung ergibt sich aus den Versuchen von HERMANN MUNK, mit denen in diesen wesentlichen Punkten auch die anderer Beobachter übereinstimmen, daß die Rindenfläche des Occipitalhirns als Sehzentrum, die des Schläfelappens als Hörzentrum aufzufassen ist, während das Tastgebiet, einschließlich der sämtlichen Organempfindungen, der Lage nach mit den zentromotorischen Regionen der gleichen Körperteile übereinstimmt, also ebenfalls in das Gebiet der beiden Zentralwindungen und der oberen Stirnwindung fällt[1].

Die Frage nach der Natur der Rindenfunktionen ist in der obigen Darstellung zunächst nur insoweit berührt worden, als sie mit dem Problem der Endigung der Leitungsbahnen in der Großhirnrinde in Beziehung steht. Jene Frage selbst kann erst im folgenden Kapitel, bei der Besprechung der gesamten zentralen Funktionen, zur Erörterung kommen. Auch in dieser Beschränkung sind jedoch die physiologischen Versuche über die Endigungen der Bahnen ein noch immer vielfach umstrittenes Gebiet, wenn gleich nicht zu verkennen ist, daß die zwischen der Hypothese der scharf umschriebenen Lokalisation und der Leugnung jeder lokalen Scheidung mitte innen liegenden Vorstellungen, wie sie im allgemeinen im Vorangegangenen ihren Ausdruck fanden, allmählich das Übergewicht erlangt haben. Es mag sein, daß schließlich die einzelnen motorischen Gebiete etwas enger oder etwas umfassender anzusetzen sind, die Grundvoraussetzung, daß die Funktionsherde um bestimmte enger umschriebene Zentren sich ausbreiten, und daß sie zugleich vielfach ineinander eingreifen, hat sich mehr und mehr bei den unbefangenen Beobachtern als die wahrscheinlichste herausgestellt. Mit besonderer Energie hat GOLTZ der

[1] MUNK, Über die Funktionen der Großhirnrinde[2], 1890. Berichte der Berliner Akademie, 1892, S. 679, 1893, S. 759, 1895, S. 564, 1896, S. 1131, 1899, S 936.

Annahme scharf umschriebener Lokalisationen widersprochen. Seine Arbeiten[1] haben das Verdienst, daß sie sowohl durch ihren eigenen Inhalt wie durch die anderweitigen Prüfungen, die sie herausforderten, zur Klärung der Anschauungen vieles beitrugen. Die Resultate, zu denen GOLTZ in seinen späteren Arbeiten gelangt ist, stehen aber mit den Ergebnissen der meisten andern Beobachter nicht mehr in wesentlichem Widerspruch, und eine gewisse Ungleichheit der zentralen Vertretungen, die in ihren allgemeinen Zügen der oben dargelegten gleicht, nimmt nun auch GOLTZ an. (Vgl. unten Kap. VI.)

Beträchtlicher sind die Meinungsunterschiede, die über die funktionelle Bedeutung der einzelnen Teile der sogenannten Sinnessphären bestehen. Hinsichtlich der Lage der zentrosensorischen Stellen vertritt nämlich MUNK auf Grund zahlreicher Versuche an Hunden und Affen die Auffassung, daß von solchen Rindengebieten, in denen die Sinnesnervenfasern direkt endigen, andere zu unterscheiden seien, in denen die Empfindungen zu Wahrnehmungen erhoben werden. Die durch die Vernichtung der ersteren gesetzten Erscheinungen belegt er bei den zwei höheren Sinnen mit den Namen der Rindenblindheit und Rindentaubheit; die Störungen, die der Exstirpation der Zentren zweiter Art folgen sollen, mit denen der Seelenblindheit und Seelentaubheit. Bei Hunden umfaßt nach MUNK der nach hinten von der Sylvischen Spalte gelegene, von den Scheitelbeinen bedeckte Abschnitt des Gehirns, bei Affen die gesamte Oberfläche des Occipitallappens das Sehzentrum (*A* Fig. 86 und 87). Dieses Sehzentrum soll dann wieder in einen zentral gelegenen Teil (*A'* Fig. 86) und in einen diesen von allen Seiten umgebenden peripheren Teil (*A*) zerfallen. Der erstere soll einerseits der Stelle des deutlichsten Sehens im gegenüberliegenden Auge entsprechen, anderseits aber auch die Elemente enthalten, in denen Erinnerungsbilder deponiert werden. Seine Zerstörung bewirke daher gleichzeitig Verlust des deutlichen Sehens und der richtigen Auffassung der Empfindungen. Der peripher gelegene Teil *A* dagegen habe nur die Bedeutung eines Retinazentrums, und zwar soll jeder Punkt korrespondierenden Punkten beider Netzhäute zugeordnet sein, wobei eine Hirnhälfte den gleichseitigen Retinahälften der zwei Augen entspreche. Sicherer als diese spezielleren Lokalisationen sind die noch von andern Seiten bestätigten und auch mit den pathologischen Beobachtungen beim Menschen übereinstimmenden Ergebnisse der Ausrottung größerer Gebiete des Sehzentrums. Exstirpiert man einen Occipitallappen ganz, so wird das Tier hemianopisch: es ist blind für alle die Bilder, welche auf die gleichseitige Retinahälfte fallen. Außerdem scheint die Zuordnung bei Hunden eine solche zu sein, daß der zentralen Sehfläche jeder Gehirnhälfte der kleinere laterale Abschnitt der gleichseitigen und der größere mediale der ungleichseitigen Retina entspricht; eine Verteilung, die offenbar mit den in Chiasma und Mittelhirn eingetretenen partiellen Kreuzungen übereinstimmt[2]. Auch durch lokale elektrische Reizung fand MUNK diese Ergebnisse der Exstirpationsversuche bestätigt, indem solche Reizungen regelmäßig Augenbewegungen veranlaßten, die von ihm als durch Lichtempfindungen erzeugte Fixationsbewegungen gedeutet werden. So bewirkte Reizung des hintern Teils der Sehsphäre Aufwärtsbewegung, solche des vordern Teils Abwärtsbewegung

---

[1] Über die Verrichtungen des Großhirns, Abh. I—VII. PFLÜGERS Archiv 1876—92.
[2] Vgl. S. 235.

des Auges, während bei der Reizung der Mitte *A'* das Auge in Ruhe blieb oder nur ganz geringe Konvergenzbewegungen ausführte. Demnach schien sich die Reizung des hinteren Sehsphärengebiets ebenso wie die des unteren

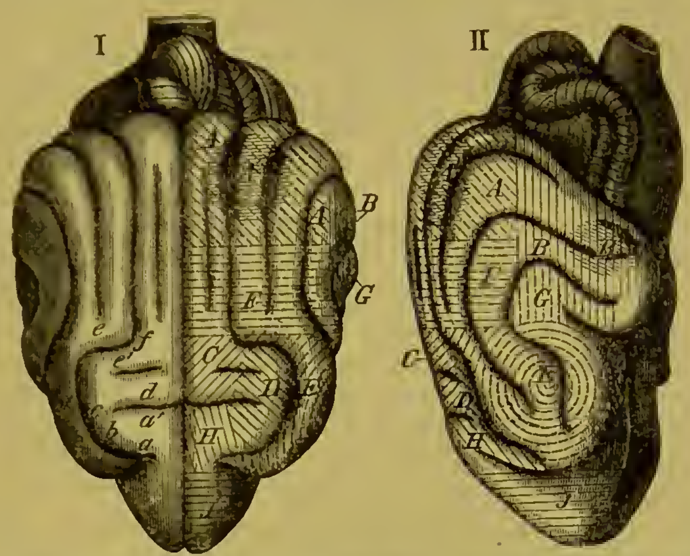


Fig. 86. Sensorische Regionen an der Oberfläche des Hundegehirns, nach MUNK. I Ansicht von oben. II Seitenansicht der linken Hirnhälfte. *A* Sehsphäre. *A'* zentrale Region derselben. *B* Hörsphäre. *B'* Region für die Perzeption artikulierter Laute. *C—J* Tastsphäre. *C* Vorderbeinregion. *D* Hinterbeinregion. *E* Kopfregion. *F* Augenregion. *G* Ohrregion. *H* Nackenregion. *J* Rumpfregion. *a—g* motorisch erregbare Stellen: *a* Nackenmuskeln, *a'* Rückenmuskeln, *b* Strecker und Adduktoren des Vorderbeins, *c* Beuger und Pronatoren, *d* Hinterextremität, *e* Facialis, *e'* obere Facialisregion, *f* Augenmuskeln, *g* Kaumuskeln.

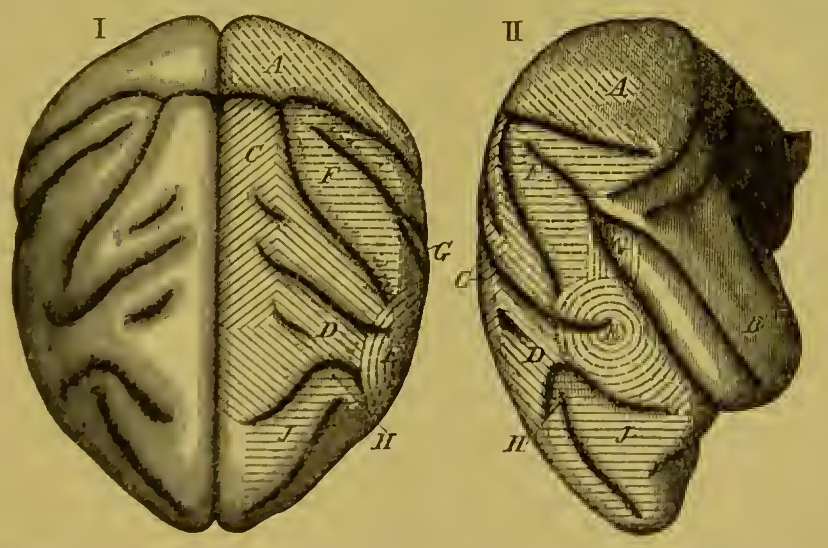


Fig. 87. Sensorische Regionen an der Oberfläche des Affengehirns. Die Bedeutung der Bezeichnungen ist dieselbe wie in Fig. 86.

Retinaabschnitts, die des vorderen wie die des oberen, die der Mitte *A* aber wie die der Fovea centralis zu verhalten, da jede im indirekten Sehen erfolgende Lichterregung eine Bewegung erzeugt, durch die ein entsprechend

gelegener äußerer Lichtreiz auf das Retinazentrum übergeführt wird[1]. Ähnliche Augenbewegungen konnte E. A. SCHÄFFR auch bei Reizung eines bestimmten Punktes der Tastsphäre der Großhirnrinde beobachten. Ebenso sah BAGINSKY bei Reizung der Hörsphäre des Hundes Bewegungen der Ohrmuschel und zuweilen Augenbewegungen eintreten[2]. Den Charakter dieser nach Reizung zentraler Sinnesflächen entstehenden Bewegungen kann man in zweifacher Weise deuten: entweder sieht man in ihnen Reflexe, die in den motorischen Nervenkernen oder in den Mittelhirnzentren ausgelöst werden, oder man betrachtet sie als Reizbewegungen, die in den der Leitung der Willensbewegungen entsprechenden Bahnen verlaufen. Für die letztere Ansicht spricht wohl der Umstand, daß für die Reflexübertragung in den Mittelhirnzentren besondere Organe existieren, die nach der Ausschaltung der Hirnrinde noch vollkommen ungestört funktionieren. An das Sehzentrum grenzen außen und unten die Zentralapparate des Gehörssinnes an. Das Gebiet, dessen Exstirpation nach MUNK beim Hunde Aufhebung der Gehörsempfindungen verursachen soll, liegt am lateralen Rande des Scheitellappens und im ganzen Schläfelappen, beim Affen nimmt es nur den letzteren, der bei den Primaten stärker entwickelt ist, ein (*B*). Die Zerstörung einer in der Mitte dieses Gebiets liegenden begrenzten Sphäre *B'* (Fig. 86, II) soll bei Erhaltung der umgebenden Teile nur die Wahrnehmung artikulierter Laute aufheben, sogenannte Seelentaubheit verursachen, wogegen völlige Taubheit nach der Entfernung der ganzen Region *B* eintrete. Bei den Zentren des Tastsinnes nimmt MUNK ebenfalls eine Scheidung der verschiedenen Funktionsgebiete an. So verlegt er die Tast- und Bewegungsempfindungen des Auges in eine Region, welche die Gesichtssphäre unmittelbar nach vorn begrenzt (*F*); ähnlich ist nach ihm das Lageverhältnis des Hautzentrums der Ohrregion zu der zentralen Gehörsfläche. Nach vorn folgen dann nacheinander die übrigen Zentralgebiete des allgemeinen Tastsinnes: die Vorderbein-, Hinterbein- und Kopfregion (*C*, *D*, *E*), endlich die Nacken- und Rumpfregion (*H*, *J*). Diese Regionen fallen, übereinstimmend mit den Befunden anderer Beobachter, mit denjenigen Stellen zusammen, die wir oben als zentromotorische für die nämlichen Körperteile kennen lernten. Um dies zu veranschaulichen, wurden auf die rechte Hälfte des in der oberen Ansicht abgebildeten Hundegehirns in Fig. 86, I einige dieser motorischen Stellen (*a*—*g*) nach den Versuchen von HITZIG eingetragen.

Die Angaben MUNKS haben jedoch, namentlich insoweit sie auf eine Unterscheidung direkter Sinneszentren und sogenannter »Seelenzentren« ausgehen, außerdem aber auch hinsichtlich der von ihm behaupteten festen Zuordnung bestimmter Rinden- und Netzhautgebiete mehrfachen Widerspruch erfahren. Abgesehen von der Bedenklichkeit der physiologischen und psychologischen Voraussetzungen, die der Annahme jener »optischen Seelenzentren« zugrunde liegen, widersprechen die sonst ermittelten Tatsachen besonders in zwei Punkten den MUNKschen Folgerungen. Erstens ist es offenbar nicht richtig, daß die Entfernung irgend eines Rindengebietes totale Erblindung

---

[1] Über die Beziehungen der Augenbewegungen zu den Netzhautempfindungen vgl. Kap. VIII, 2.

[2] E. A. SCHÄFER, Proc. of the Roy. Soc. 1887, p. 408. BAGINSKY, Archiv f. Physiol. 1891, S. 227 ff.

oder absolute Unempfindlichkeit für Schallreize beim Tiere zur Folge hat. Mehrfache Beobachtungen beweisen, daß selbst nach Wegnahme der ganzen Hirnrinde Kaninchen und sogar Hunde noch auf Licht- und Schalleindrücke zweckmäßig reagieren, indem sie in den Weg gestellten Hindernissen ausweichen, zusammengesetzte Ausdrucksbewegungen ausführen u. dergl.[1] Zweitens entsprechen die nach Rindenzerstörungen zurückbleibenden Symptome in allen Fällen der von Munk so genannten Seelenblindheit; sie sind, wie sich Goltz ausdrückt, Symptome von »Hirnschwäche«, niemals aber ist die Entfernung eines Rindengebiets der Zerstörung des peripheren Sinnesorganes oder eines Teiles desselben äquivalent[2]. Nach der Vermutung Lucianis beruhen die von Munk längere Zeit nach der Operation beobachteten tieferen Sinnesstörungen vielleicht auf einer Fortpflanzung der absteigenden Degeneration in die niedrigeren Zentren der Seh- und Vierhügel. Selbst die Beziehungen bestimmter Teile der Sehsphäre zu einzelnen Regionen des binokularen Sehfeldes haben sich in den Versuchen anderer Beobachter nur insofern bestätigt gefunden[3], als die entsprechenden partiellen Gesichtsfelddefekte im allgemeinen bloß kurze Zeit nach der Operation zu finden waren, später aber unsicher wurden oder ganz verschwanden. In letzterer Beziehung hat namentlich Hitzig auf Grund einer großen Zahl von Versuchen auf die bloß relative Gültigkeit von Munks Rindenlokalisationen des Gesichtssinns hingewiesen. Dabei tritt in seinen von verschiedenen Seiten bestätigten Beobachtungen bereits deutlich das auch hier in weitem Umfange geltende Prinzip der »vikariierenden Funktion« hervor, mit dem wir uns unten noch weiter beschäftigen werden.

d. Motorische und sensorische Rindenzentren beim Menschen.

Die Störungen, die infolge von Läsionen der Großhirnrinde des Menschen zur Beobachtung kommen, können sowohl in Reizsymptomen wie in Ausfallssymptomen bestehen. Die ersteren, die bald als epileptiforme Zuckungen, bald als halluzinatorische Erregungen auftreten, sind aber für die Frage der Lokalisation der Funktionen schon deshalb in geringerem Maße verwertbar, weil sie nur selten örtlich beschränkte Erkrankungen der Hirnrinde begleiten. Lokale Reizversuche, die bei Gelegenheit von Operationen vorgenommen wurden, konnten in Anbetracht der Schwierigkeiten, denen sie begegnen, entscheidende Resultate nicht liefern[4]. Dagegen sind die Ausfallssymptome von um so größerem Wert. Sie sind natürlich für die Lokalisationsfragen um so wichtiger, je beschränkter sie auftreten. Doch müssen sie von der im Anfang der Stö-

[1] Christiani, Zur Physiologie des Gehirns, 1885, S. 31 ff. Goltz, Pflügers Archiv Bd. 51, S. 570 ff.

[2] Goltz, Pflügers Archiv Bd. 34, S. 459, 487 ff. Christiani a. a. O. S. 138 ff.

[3] Ferrier, Brain 1881, p. 456, 1884, p. 139. Loeb, Pflügers Archiv, Bd. 34, S. 88 ff. Luciani und Seppilli S. 145. Hitzig, Alte und neue Untersuchungen über das Gehirn, 1903. (S.-A. aus Archiv für Psychiatrie, Bd. 37.) Imamura, Pflügers Archiv, Bd. 100, 1903, S. 495 ff.

[4] Vgl. die Zusammenstellung bei Mills, Brain vol. 2, 1879, p. 233, 547. Bechterew. Archiv f. Physiol. 1899, Suppl. S. 543 ff. und 1900, S. 22 ff.

rung selten fehlenden Beeinträchtigung umgebender Teile sowie von den später sich geltend machenden Erscheinungen der Wiederherstellung der Funktion sorgfältig gesondert werden[1]. Die Beobachtungen, die unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse gesammelt sind, haben nun vor allem hinsichtlich der zentromotorischen Stellen der Großhirnrinde des Menschen zu Ergebnissen geführt, die mit den am Gehirn des Affen gefundenen experimentellen Resultaten in hohem Grade übereinstimmen. Dies zeigt ohne weiteres die Vergleichung des in Fig. 88 auf Grund der pathologischen Beobachtungen beim Menschen gegebenen Lokalisationsschemas mit den in Fig. 85 (S. 248) dargestellten zentromotorischen Punkten



Fig. 88. Motorische Rindenfelder auf der Großhirnhemisphäre des Menschen, nach VON MONAKOW.

des Affengehirns. Danach sind auch in der Rinde des menschlichen Gehirns die Stellen, durch deren Läsion motorische Lähmungen herbeigeführt werden, in einem verhältnismäßig kleinen Gebiet der Großhirnrinde, nämlich in den beiden Zentralwindungen, zu denen noch die daran angrenzenden obersten Teile der drei Frontalwindungen hinzukommen, vereinigt, also auch hier in dem der Pyramidenbahn entsprechenden Gebiet. Die im obersten Teil der Zentralwindungen gelegenen Zentren für den Rumpf und die Hinterextremitäten gehen noch auf die in die Medianspalte sich erstreckenden Teile dieser Windungen über[2]. Dagegen bleiben bei Zer-

[1] Vgl. über die hier erforderlichen Kriterien NOTHNAGEL, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten, 1879, Einleitung.

[2] NOTHNAGEL, Topische Diagnostik, S. 438 ff. H. DE BOYER, Études cliniques sur les lésions corticales, 1879. EXNER, Untersuchungen über die Lokalisation der Funktionen

störungen der Rinde des Schläfe- und Hinterhauptslappens, sowie der vorderen Regionen des Stirnlappens die Körperbewegungen vollkommen ungestört. Die Lähmungen erfolgen ferner gekreuzt, und sie bestehen in einer Aufhebung oder Störung des Willenseinflusses auf die Muskeln, zu der sich später dauernde Kontrakturen infolge der Wirkung nicht gelähmter Muskeln hinzugesellen können[1]. Aus der Lage der in Fig. 88 angegebenen Stellen geht hervor, daß einerseits Lähmungen von Arm und Bein, sowie anderseits Lähmungen von Arm und Antlitz leicht zusammen vorkommen können, daß aber nicht leicht Bein und Antlitz gelähmt sein werden, während der Arm frei bleibt, eine Schlußfolgerung, die durch die pathologische Beobachtung vollständig bestätigt wird.

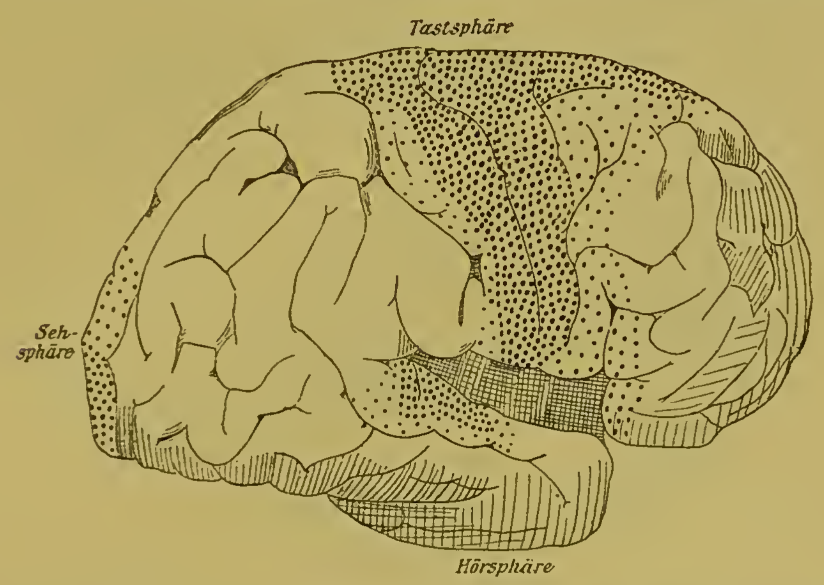


Fig. 89. Sinnessphären an der Oberfläche des menschlichen Gehirns, nach FLECHSIG.

Auch über die Lage der hauptsächlichsten sensorischen Zentralherde in der Großhirnrinde des Menschen geben die in pathologischen Fällen partieller Zerstörung der Rinde beobachteten Ausfallserscheinungen Aufschluß. Hier ist vor allem die Lage der zentralen Endigungen der Optikusbahnen, des sogenannten Sehzentrums, mit Sicherheit in der Rinde des Occipitallappens nachgewiesen. Es umfaßt die gesamte Innenfläche dieses Lappens und eine schmale angrenzende Zone an der Oberfläche (Fig. 89 u. 90). Zugleich weisen die Erscheinungen darauf hin, daß jede Hirnhälfte der nasalen Hälfte der gegenüberliegenden und

---

in der Großhirnrinde des Menschen, 1881. VON MONAKOW, Gehirnpathologie, 1897, S. 282 ff.

[1] FERRIER, Lokalisation der Hirnerkrankungen, S. 12 ff. NOTHNAGEL, Topische Diagnostik, F. 549. VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 376 ff.

der temporalen der gleichseitigen Retina zugeordnet ist, entsprechend den schon oben (Fig. 79, S. 235) erwähnten Kreuzungen der Optikusbahnen. Auch stimmen damit Fälle überein, in denen nach vieljähriger Erblindung des einen Auges partielle Atrophie beider Hälften des Occipitalhirns, sowie andere, in denen nach Zerstörung eines Hinterhauptslappens teilweise Entartung des vorderen Vierhügels und Kniehöckers der entgegengesetzten Seite beobachtet wurde[1]. Der Verlauf der degenerierten Fasern im letzteren Falle spricht, in Übereinstimmung mit den anatomischen Tatsachen, dafür, daß sämtliche Optikusfasern die genannten Ganglien des Mittelhirns durchsetzen, ehe sie zu den zentralen Sehsphären



Fig. 90. Sinnessphären auf dem medianen Durchschnitt des menschlichen Gehirns, nach FLECHSIG. Die mutmaßliche Ausbreitung der Riechsphäre ist durch helle kleine Kreise angedeutet.

gelangen[2]. Unterscheiden sich die angeführten Sehstörungen von solchen, die durch periphere Ursachen, z. B. durch Zerstörung einer Netzhaut, verursacht sind, wesentlich darin, daß sie stets binokular auftreten, so bieten sich in andern Fällen bei Läsionen des nämlichen Rindengebiets Symptome, die noch entschiedener die zentrale Natur der Störungen verraten: die Lichtempfindlichkeit kann nämlich in solchen Fällen in allen

[1] NOTHNAGEL, Topische Diagnostik, S. 389. LUCIANI und SEPPILLI, a. a. O. S. 167 ff. v. MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 445 ff. HENSCHEN, Brain, vol. 16, 1893, p. 170 ff.

[2] v. MONAKOW, Archiv f. Psychiatrie, Bd. 24, S. 229 ff. Vgl. auch den Befund an dem Gehirn der in frühester Lebenszeit erblindeten Taubstummen Laura Bridgman, einem Gehirn, das außerdem durch seine ganze Entwicklung auf umfangreiche Stellvertretungen, namentlich im Gebiet der sensorischen Funktionen, schließen läßt (DONALDSON, Americ. Journ. of Psych., Vol. 3, 1890, p. 293, Vol. 4, 1892, p. 503 ff.).

Punkten des Sehfeldes erhalten sein, während die Unterscheidung der Farben oder die Auffassung der Formen oder die Wahrnehmung der Tiefe gestört ist. Freilich zeigen sich dann zuweilen noch andere Teile des Gehirns, namentlich die Stirn- und Parietallappen, ergriffen, oder es sind sogar die letzteren allein der Sitz des Leidens, während die hinteren Partien der Großhirnrinde verhältnismäßig unversehrt blieben[1]. Hiernach darf man vermuten, daß es sich hier überhaupt um kompliziertere Störungen handelt, an denen mehrere Gehirnteile beteiligt sind. Ähnlich ist jedenfalls die im nächsten Kapitel zu erwähnende Wortblindheit zu beurteilen. Bei allen solchen Erscheinungen ist nicht zu übersehen, daß die Bildung der Gesichtsvorstellungen ein sehr zusammengesetzter Vorgang ist, der außer der Region der direkten Endigungen der Opticusbahnen ohne Zweifel noch die Mitbeteiligung zahlreicher anderer Rindengebiete voraussetzt[2].

Ähnlich äußern sich pathologische Zerstörungen der Rindengebiete des Hörnerven beim Menschen nicht bloß in der Aufhebung oder Beeinträchtigung der Hörfähigkeit, sondern auch in dem stets damit verbundenen tiefgreifenden Einfluß auf das Sprachvermögen, welches letztere überdies schon dadurch leicht in Mitleidenschaft gezogen werden kann, daß die motorischen und sensorischen Rindengebiete des Gehörsinns einander benachbart sind (vgl. Fig. 88, 89 und 90). Was aber vor allem in den Fällen einer Affektion der mutmaßlichen kortikalen Endigungen der Hörnerven die Erscheinungen wesentlich kompliziert, ist der Umstand, daß mit den Veränderungen der direkten motorischen und sensorischen Endigungen immer auch verknüpfende Bahnen oder Zentren gestört zu sein scheinen. Die meisten Störungen des Sprachvermögens, die man nach ihren Symptomen als Aphasie, Worttaubheit, Agraphie, Wortblindheit u. dergl. zu bezeichnen pflegt, sind daher sehr verwickelter Art. Man muß deshalb annehmen, daß neben dem direkten Hörzentrum stets noch andere Zentralgebiete, die ebenso wie das entsprechende motorische Zentrum demselben nahe liegen, beteiligt sind. Wir werden bei der Betrachtung der komplexen Funktionen des Zentralorgans (in Kap. VI) auf die wahrscheinlichen Bedingungen dieser Sprachstörungen zurückkommen. Für die Feststellung der Grenzen des direkten Hörzentrums entspringt aus diesem Zusammenhang mit andern Zentralgebieten, die bei den Funktionen des Hörens mitwirken, eine gewisse Unsicherheit.

---

[1] Vgl. die von FÜRSTNER (Archiv für Psychiatrie Bd. 8, S. 162, Bd. 9, S. 90) und von REINHARD (ebend. S. 147) beschriebenen Fälle, und v. MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 468 ff.

[2] Vgl. hierzu das folgende Kapitel sowie die Lehre von den Gesichtsvorstellungen Kap. XIII.

Doch steht wohl fest, daß es hauptsächlich die erste Temporalwindung (T_1 Fig. 88) in ihrem hinteren, das Ende der Sylvischen Spalte begrenzenden Abschnitt ist, in der die Bahn des Acusticus endet (Fig. 89). Diese Region liegt also gerade gegenüber den der letzten Stirnwindung angehörigen motorischen Gebieten, die bei den Sprachbewegungen in Wirksamkeit treten (Fig. 88[1]).

Aus andern Gründen begegnet die Nachweisung der Zentren für die Geruchs- und Geschmacksnervenfasern erheblichen Schwierigkeiten. Mittels der Ausfallserscheinungen lassen sich nämlich infolge der Unsicherheit der Symptome die Wirkungen von Rindenläsionen beim Menschen, ebenso wie bei Tieren, kaum feststellen. Man ist darum in diesem Fall bis jetzt noch ganz auf die direkte anatomische Verfolgung der Leitungsbahnen angewiesen. Sie läßt annehmen, daß die Riechsphäre den in Fig. 90 durch die kleinen hellen Ringe gekennzeichneten Raum einnimmt, sich also einerseits über einen schmalen Streifen am hinteren Rand des Stirnlappens und über den Gyrus fornicatus, anderseits über den dem hinteren Ende des letzteren benachbarten oberen und inneren Rand des Schläfelappens erstreckt. In Anbetracht der weit größeren Mächtigkeit, die diese Teile, namentlich der Gyrus fornicatus, bei vielen Tiergehirnen, z. B. bei den Karnivoren (Fig. 63, S. 189) besitzen, stimmt dieses Verbreitungsgebiet zugleich mit der relativ geringen Entwicklung des menschlichen Geruchssinns überein. Die Geschmacksregion vermutet man irgendwo in der Nähe dieses Riechzentrums. Doch ist ein sicherer Nachweis derselben bis jetzt weder auf anatomischem noch auf funktionellem Wege gelungen[2].

Günstiger verhält es sich wieder mit den für die Empfindungen des allgemeinen Sinnes, namentlich also die Tast- und Gemeinempfindungen, vorauszusetzenden Zentralgebieten. Hier sprechen zahlreiche Beobachtungen dafür, daß, in Übereinstimmung mit den Beobachtungen an operierten Tieren, die zentrosensorischen Regionen des Tastsinns mit den zentromotorischen der nämlichen Körperteile in ihrer allgemeinen Lage übereinstimmen. Störungen des Tast- und Muskelsinnes beobachtet man nämlich nach Verletzungen der hinteren Partie der drei Stirnwindungen, der beiden Zentralwindungen, des Parazentralläppchens und der beiden oberen Scheitelbogenwindungen, also in dem ganzen in Fig. 89 und 90 bezeichneten Gebiet. Etwas unsicherer ist die Lokalisation nach den

---

[1] WERNICKE, Der aphasische Symptomenkomplex, 1874. KAHLER und PICK, Beiträge zur Pathologie und pathol. Anatomie des Zentralnervensystems, 1879, S. 24 u. 182. LUCIANI und SEPPILLI a. a. O. S. 127 ff. v. MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 506 ff. LEWANDOWSKY, Die Funktionen des zentralen Nervensystems, 1907, S. 320 ff.

[2] FLECHSIG, Gehirn und Seele[2], 1896, S. 61. Die Lokalisation der geistigen Vorgänge, 1896, S. 34. BECHTEREW, Archiv für Physiol. 1900, S. 145 ff.

einzelnen Körperteilen sowie der Scheidung der Tast- und der Gemeinempfindungen. In ersterer Hinsicht kann nur als möglich hingestellt werden, daß trotz der allgemeinen Deckung der sensorischen und motorischen Gebiete doch beiderlei Zentren nicht völlig identisch sind, sondern bloß anatomisch und funktionell nahe zusammenhängen. Auf eine zentrale Trennung der inneren von den äußeren Tastempfindungen scheinen ferner einzelne Beobachtungen hinzuweisen. Es kommen nämlich Fälle vor, in denen die Empfindung der Bewegung aufgehoben ist, während die Hautempfindungen sowie die motorische Innervation erhalten bleiben. Wie es scheint, sind es besonders Affektionen der ersten und zweiten Scheitelwindung, bei denen solche isolierte Störungen der Gelenk- und Muskelempfindungen vorkommen[1]. Nach allem diesem sind die Resultate über die Lokalisationen des allgemeinen Sinnes im einzelnen noch vielfach unsicher, und es sind daher namentlich alle Behauptungen über das Verhältnis dieser zentrosensorischen zu den zentromotorischen Rindengebieten bis jetzt durchaus nur als Vermutungen anzusehen, die nicht auf sicheren Beobachtungen, sondern meist auf irgend welchen psychologischen oder physiologischen Hypothesen beruhen.

Vergleicht man schließlich die sämtlichen Ergebnisse, welche die pathologische Beobachtung über die Beziehungen der Großhirnrinde zu den einzelnen Leitungssystemen geliefert hat, mit den aus den Tierversuchen gewonnenen Resultaten, so läßt sich nicht verkennen, daß in den einigermaßen sichergestellten Tatsachen auf beiden Wegen ein hoher Grad von Übereinstimmung erzielt ist. So ist für die zentromotorischen Gebiete bei Menschen und Tieren eine im allgemeinen übereinstimmende Lage nachgewiesen. Insbesondere beim Menschen und Affen erweisen sich die motorischen Punkte in den Zentralwindungen in ähnlicher Reihenfolge angeordnet. Das nämliche gilt in bezug auf die Lokalisation der Gesichtserregungen in den Occipitallappen. Dagegen führt bei dem Acusticusgebiet die Entwicklung der mit der Sprache zusammenhängenden Rindenregion, der bei den meisten Tieren die massigere Ausbildung der Riechzentren gegenübersteht, offenbar bedeutendere Unterschiede in der Bildung der vorderen Großhirnregionen und damit zugleich Verschiebungen der Gebiete mit sich. So ist nach den Beobachtungen von FERRIER, MUNK und LUCIANI das Hörzentrum des Hundes infolge der Entwicklung der Riechwindung relativ weit nach rückwärts, in den hinteren Teil des Schläfelappens, gerückt. Hiervon abgesehen erscheint aber auch hier die Lage im wesentlichen als eine analoge. Das nämliche gilt

[1] EXNER a. a. O. S. 63 ff. LUCIANI und SEPPILLI a. a. O. S. 321 ff. Bezüglich der Störungen der Bewegungsempfindungen vgl. außerdem NOTHNAGEL, Topische Diagnostik, S. 465 ff. VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 362 ff.

endlich in noch höherem Grade für die Rindengebiete der Tast- und Gemeinempfindungen, die überall eine mit den zugehörigen zentromotorischen Regionen zusammenfallende oder mit ihnen interferierende Lokalisation erkennen lassen. Dieser allgemeinen Übereinstimmung steht schließlich als der einzige, ziemlich durchgreifende Unterschied der gegenüber, daß die nach Rindenläsionen eintretenden Funktionsstörungen in der Regel beim Menschen schwerer sind als bei den Tieren. Doch hat auch dieser Unterschied nur eine relative Bedeutung, da er in ähnlicher Weise schon zwischen verschiedenen Tieren vorkommt, so z. B. zwischen dem Hund und dem Kaninchen oder noch mehr zwischen dem Affen und dem Hunde. Die hierher gehörigen Erscheinungen dürften also lediglich der allgemeinen Tatsache entsprechen, daß die subkortikalen Zentren einen um so selbständigeren Funktionswert besitzen, je niedriger organisiert ein Gehirn ist[1]. Bei allem dem bleibt aber der Charakter der durch lokal begrenzte Rindenläsionen gesetzten Störungen bei Mensch und Tier insofern wiederum ein übereinstimmender, als dieselben niemals in einer absoluten Aufhebung der Funktionen bestehen, daß sie also der Unterbrechung einer peripheren Leitungsbahn keineswegs äquivalent sind. Am nächsten kommen einem solchen Erfolg noch die Lähmungen nach Zerstörung der zentromotorischen Zonen. Doch auch sie unterscheiden sich wesentlich durch die verhältnismäßig rasche Restitutionsfähigkeit der Funktion.

Von den sämtlichen oben erwähnten Rindengebieten, die beim Menschen hauptsächlich auf Grund pathologischer Beobachtungen als Endigungen motorischer und sensorischer Leitungsbahnen gelten können, sind das in Fig. 88 dargestellte motorische Gebiet sowie die Sehnervenendigung in der Occipitalrinde die am frühesten und bis jetzt auch am sichersten abgegrenzten sogenannten »Rindenzentren«. Viel mißlicher steht es aus den oben angedeuteten Gründen mit dem Acusticusgebiet, obgleich gerade hier schon seit langer Zeit die mit demselben nahe zusammenhängenden Sprachstörungen beobachtet sind[2]. Als zureichend festgestellt kann endlich noch die Zuordnung der Zentralwindungen und der ihnen benachbarten, in Fig. 89 und 90 umgrenzten Regionen zu den Empfindungen des allgemeinen Sinnes (äußere und innere Tast-, Schmerz- und Organempfindungen) betrachtet werden, wie sie zuerst Türk auf Grund der halbseitigen Empfindungslähmungen vermutete, die er bei Läsionen der betreffenden Stabkranz- und der Hirnschenkelfasern im Bereich der inneren Kapsel des Linsenkerns beobachtete[3]. Schon in diesen Fällen und noch mehr bei der Zerstörung der Zentralwindungen selbst werden jedoch die Symptome regelmäßig dadurch kompliziert, daß gleichzeitig motorische

[1] Vgl. hierüber unten Kap. VI, Nr. 5 u. 6.
[2] Vgl. unten Kap. VI, 7.
[3] Charcot, Vorlesungen über die Lokalisation der Gehirnkrankheiten, S. 120 ff. Nothnagel, Topische Diagnostik, S. 581 ff.

Lähmungen der entsprechenden Körperregionen eintreten. Im übrigen unterscheiden sich die hemianästhetischen von den entsprechenden hemiplegischen Störungen meist durch ihre irregulärere Beschaffenheit, da sie bald auf gewisse Faktoren der allgemeinen Sensibilität, wie Muskel-, Schmerz-, Temperaturempfindungen u. dergl. beschränkt, bald auch mit andern Sensibilitätsstörungen spezieller Sinnesgebiete, besonders mit Amblyopie, kombiniert sein können[1]. Indem man nun alle jene dem allgemeinen Sinn zugehörigen, teils an das äußere Tastorgan, teils an Gelenke, Muskeln, Sehnen und andere Körperorgane gebundenen Empfindungen unter dem unbestimmten Namen des »Körpergefühls« zusammenfaßte, hat man auch jene ganze, in Fig. 89 und 90 angegebene Region nach dem Vorgang von H. Munk als die »Körperfühlsphäre« bezeichnet. An diese Bezeichnung pflegen dann noch verschiedene psychologische Voraussetzungen geknüpft zu werden, die bei der Interpretation der zentromotorischen Symptome, die nach Läsionen dieser Region eintreten, eine bedeutsame Rolle spielen. Nach einer zuerst von Schiff[2] ausgesprochenen Hypothese, der sich dann Meynert[3], Munk[4] und manche andere Anatomen und Pathologen anschlossen, sollen nämlich die zentromotorischen Innervationen unmittelbare Begleiterscheinungen der Vorstellungen der betreffenden Bewegungen sein, so daß das Rindengebiet der »Körperfühlsphäre« als ein Sinneszentrum, analog dem Seh- oder Hörzentrum, zu betrachten sei, während sich die Willenserregung als eine Reflexübertragung abspiele, die möglicherweise in der Rinde selbst, vielleicht aber auch schon in tieferen Teilen verlaufe. Dabei stützt man sich wesentlich auf die Voraussetzung, daß der »Wille« selbst nichts anderes als eine »Bewegungsvorstellung« sei, und daß also auch die einer Willenshandlung zugrunde liegende »Rindenfunktion« lediglich in einer Erregung jener Vorstellung, also in einem sensorischen Vorgang bestehe. Nun ist die Annahme, daß der »Wille« nur die Vorstellung einer Bewegung sei, natürlich eine rein psychologische Hypothese, die nicht durch anatomische und physiologische Tatsachen, sondern allein durch die psychologische Analyse der Willensvorgänge selbst bewiesen oder widerlegt werden kann. Es wird darum erst an einer späteren Stelle auf die Prüfung dieser Hypothese einzugehen sein. Die physiologische Erforschung der Leitungsbahnen hat es an und für sich nur mit der Frage zu tun, ob die betreffenden Rindengebiete ausschließlich zentrosensorische, oder ob sie neben diesen auch zentromotorische Symptome darbieten. Wird die Frage so gestellt, wie sie vom physiologischen Standpunkt aus allein gestellt werden kann, so ist nun auf Grund der Beobachtungen nur die oben gegebene Antwort möglich. Natürlich hat man aber deshalb ebensowenig das Recht, von einer »Lokalisation des Willens« in der Hirnrinde zu reden, wie man etwa die dritte Stirnwindung und ihre Umgebung als den Sitz des »Sprachvermögens« betrachten darf. Niemand wird, weil die Herausnahme einer Schraube ein Uhrwerk zum Stillstande bringt, behaupten, diese Schraube halte die Uhr im Gang. Der Wille in abstracto ist überhaupt kein tatsächlicher Vorgang, sondern ein allgemeiner, aus einer

[1] von Monakow, Gehirnpathologie, S. 364 ff.
[2] Schiff, Archiv f. experim. Pathologie, Bd. 3, 1874, S. 171.
[3] Meynert, Psychiatrie, 1884, S. 145.
[4] Munk, Archiv f. Physiol. 1878, S. 171. Über die Funktionen der Großhirnrinde, S. 44.

Menge konkreter Tatsachen abstrahierter Begriff. Das konkrete einzelne Wollen, welches allein in Wirklichkeit existiert, ist aber ein jedesmal aus zahlreichen Empfindungen und Gefühlen zusammengesetzter Vorgang, der darum jedenfalls auch mannigfache physiologische Vorgänge einschließt. Die Annahme, daß eine komplexe Funktion wie die Sprache oder der Wille an einzelne Elemente ausschließlich gebunden sei, ist daher von vornherein im äußersten Grade unwahrscheinlich. Auch folgt eben aus den Beobachtungen nur dies, daß diejenigen Stellen der Hirnrinde, die wir als zentromotorische ansprechen, Übergangsglieder enthalten, die für die Überleitung von Willensimpulsen in die motorischen Nervenbahnen unerläßlich sind, und die anatomischen Tatsachen machen es überdies wahrscheinlich, daß jene Stellen die nächsten Übergangsglieder aus der Hirnrinde in die zentralen Leitungsbahnen enthalten[1].

Als eine für die psychogenetischen Beziehungen der verschiedenen Sinnesgebiete bemerkenswerte Tatsache mag schließlich noch hervorgehoben werden, daß nach den Untersuchungen von FLECHSIG die zu den einzelnen Rindenzentren vom Mittelhirn her ausstrahlenden Fasersysteme zu sehr verschiedener Zeit während der embryonalen und zum Teil noch postembryonalen Entwicklung sich mit Markmasse füllen und, wie man vermuten darf, erst von da an leitende Funktionen übernehmen. Beim Menschen gehören die zu der Tastregion aus den sensorischen Hintersträngen des Rückenmarks aufsteigenden Fasern nebst einigen wenigen, die in die Sehstrahlung eingehen, zu den am frühesten zur Ausbildung gelangenden Stabkranzanteilen. Daran schließen sich in einer etwas späteren Periode Fasern, die teils das vorige System ergänzen, teils aber den Gebieten des Riech- und des Sehzentrums zustreben. Endlich zuletzt, zum Teil erst nach der Geburt, entwickelt sich die Markumhüllung des der Acusticusbahn zugehörigen Fasersystems. Doch scheint in dieser Beziehung kein durchgängiger Parallelismus in der Tierreihe zu bestehen, da nach den Untersuchungen von EDINGER die Riechstrahlung bei den niederen Wirbeltieren sehr frühe schon auftritt, während sie beim Menschen zu den später entwickelten Systemen gehört[2]. Auch gliedert sich beim menschlichen Gehirn jener allgemeine Verlauf wieder in eine große Anzahl einzelner Stadien, deren jedes einem enger begrenzten Fasersystem entspricht. FLECHSIG selbst hat so schließlich nicht weniger als 36 (ursprünglich 40) sukzessiv sich ausbildende Faserzüge zu bestimmten Rindenregionen unterschieden, wobei sich im allgemeinen die unten (Nr. 6) zu besprechenden »Assoziationszentren« als diejenigen herausstellten, deren Leitungsbahnen sich am spätesten ausbildeten[3]. Übrigens sind diese Angaben mehrfachem Widerspruch begegnet, indem teils die systemweise Markscheidenbildung überhaupt bestritten, teils wenigstens ihre Regelmäßigkeit in Frage gestellt wurde[4]. Auch läßt sich nicht

[1] Vgl. hierzu WUNDT, Zur Frage der Lokalisation der Großhirnfunktionen, Philos. Stud. Bd. 6, 1891, S. 1 ff.

[2] FLECHSIG, Die Lokalisation der geistigen Vorgänge, S. 13 ff. EDINGER, Vorlesungen[6], S. 161 ff.

[3] FLECHSIG, Neurolog. Centralblatt, 1898, S. 977, 1899, S. 1060. Arch. ital. de biol. t. 36, 1901, p. 30 ff. Ber. der sächs. Ges. d. W. Math.-phys. Kl. 1904, S. 50, 177 ff.

[4] Vgl. DÉJERINE, Zeitschr. f. Hypnotismus, Bd. 5, 1897, S. 343. O. VOGT, ebend. S. 347. Neurobiologische Arbeiten, 1902, I, S. 111 ff. SIEMERLING, Berliner klin. Wochenschrift, Bd. 35, 1900, S. 1033. HITZIG, Le Névraxe, I, 1900, p. 291. MONAKOW, Ergebnisse der Physiol. 1902, II, S. 590 ff. LEWANDOWSKY, Die Funktionen des zentralen Nervensystems, S. 226 ff. Vgl. auch unten Nr. 6.

verkennen, daß, je zahlreicher die einzelnen nach ihrer Entwicklung chronologisch zu sondernden Rindenzentren sind, um so mehr die Wahrscheinlichkeit abnimmt, daß jedem einzelnen von ihnen eine besondere funktionelle Bedeutung anzuweisen sei. Immerhin bleibt das allgemeine Resultat bemerkenswert, daß diejenigen Leitungsbahnen, deren Rindengebiete im menschlichen Gehirn eine besondere Ausbildung erreichen, anscheinend auch individuell am spätesten zur Entwicklung gelangen.

7. Assoziationssysteme der Großhirnrinde.

Die sämtlichen Fasern, die im Rückenmark nach oben treten und, durch Zuzüge aus den hinteren Hirnganglien und dem Kleinhirn vermehrt, schließlich in den Stabkranz der Großhirnrinde ausstrahlen, pflegt man mit einem zuerst von MEYNERT gebrauchten Ausdruck als das Projektionssystem der Zentralorgane zu bezeichnen. Man will damit andeuten, daß durch dieses System die verschiedenen peripheren Organe in bestimmten Regionen der Großhirnrinde vertreten oder, bildlich gesprochen, auf diese »projiziert« werden. Die Fasermassen des Projektionssystems, die in die Ausstrahlungen des Stabkranzes teils als direkte Fortsetzungen der Hirnschenkel eingehen, teils zunächst von den Ganglien des Mittelhirns, den Vier- und Sehhügeln, herstammen, teils endlich aus dem kleinen Gehirn hervorkommen, werden nun auf ihrem Weg zur Großhirnrinde überall von andern Fasermassen durchkreuzt, die verschiedene Regionen der Großhirnrinde miteinander verbinden, und die man mit einem ebenfalls von MEYNERT geschaffenen Ausdruck als das Assoziationssystem der Großhirnrinde bezeichnet[1]. Natürlich haben beide Ausdrücke in diesem Zusammenhang nur eine anatomische Bedeutung. Das Projektionssystem hat ebensowenig mit dem was man etwa in der physiologischen Optik die »Projektion« des Netzhautbildes nach außen zu nennen pflegt, wie das Assoziationssystem mit der psychologischen »Assoziation der Vorstellungen« irgend etwas zu tun. Dies muß um so mehr betont werden, weil bei der Anwendung jener Benennungen in der Tat solche auf unklaren psychologischen Vorstellungen beruhende Vermengungen manchmal eine Rolle gespielt haben oder noch spielen. Daß aber das sogenannte Projektionssystem höchstens teilweise auf eine Art Projektion der peripheren Sinnesflächen auf die Hirnrinde bezogen werden kann, ergibt sich schon aus den anatomischen Tatsachen. Denn einerseits scheinen die verschiedenen empfindenden Stellen der Körperperipherie zumeist mit mehreren Punkten der Rinde gleichzeitig verbunden zu sein; und anderseits können in einem bestimmten Rindengebiet ver-

[1] MEYNERT, STRICKERS Gewebelehre, S. 117. Psychiatrie, S. 40.

schiedene Fasersysteme endigen, die gesonderten äußeren Organen entsprechen. Alles dies weist darauf hin, daß das Projektionssystem mindestens ebenso sehr der zentralen Verbindung, wie der in dem Namen ausgedrückten zentralen Vertretung der Körperorgane dient. Um vollends das »Assoziationssystem« mit den psychologischen Assoziationsprozessen in irgendeine Beziehung zu bringen, dazu fehlt es an jeder Unterlage. Das einzige was sich hier in funktioneller Beziehung vermuten läßt, ist eben dies, daß durch die sogenannten Assoziationsfasern gesonderte Rindengebiete irgendwie zu gemeinsamer Funktion verbunden werden.

Wie das Projektionssystem, so zerfällt nun auch das Assoziationssystem in verschiedene Abteilungen, die sich in diesem Fall teils nach der Richtung der Verbindung, teils nach der Entfernung der verbundenen Rindengebiete unterscheiden lassen. Wir erhalten so folgende drei Untersysteme von Assoziationsfasern:

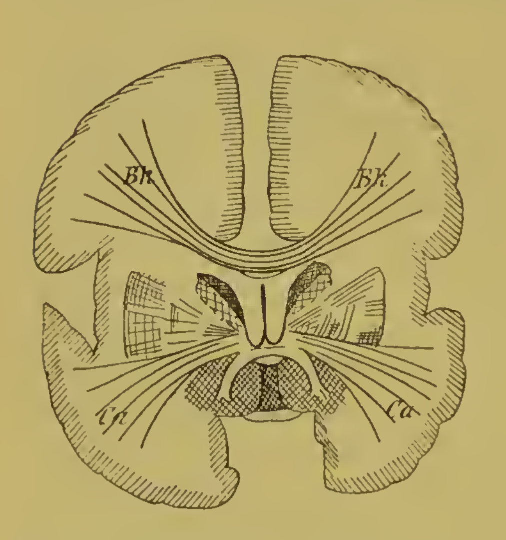


Fig. 91. Systeme querer Assoziationsfasern (schematischer Querschnitt durch das Vorderhirn in der Region der vorderen Kommissur), nach EDINGER. *Bk* Balkenstrahlungen. *Ca* Fasern der Commissura anterior.

1. Das System der Querkommissuren. Es wird hauptsächlich durch den Balken oder die große Kommissur gebildet, aber in bezug auf den Schläfelappen zum Teil ergänzt durch die vordere Kommissur, die überdies auch noch die Kreuzung der Olfactoriusfasern enthält (Fig. 91, vgl. dazu oben S. 178). Der Balken stellt eine mächtige Querverbindung dar, dessen Fasermassen übrigens nicht bloß symmetrische, sondern zum Teil auch verschieden gelagerte Rindenregionen beider Hirnhälften verbinden. Die Balkenfasern durchkreuzen überall die Ausstrahlungen des Stabkranzes, ausgenommen in der Occipitalregion, wo sich beide Strahlungen in gesonderte Bündel scheiden (Fig. 39 *m'*, S. 139, vgl. a. Fig. 57, S. 179). Die Verbindung, welche der Balken zwischen symmetrischen Rindenteilen herstellt, findet, wie schon die bedeutende Zunahme des Balkenquerschnitts von vorn nach hinten vermuten läßt, am reichlichsten zwischen den Rindenpartien der Occipitalregion statt, daher auch mangelhafte Entwicklung des Balkens, wie sie bei Mikrocephalen beobachtet wird, vorzugsweise von Verkümmerung der Hinterhauptslappen begleitet ist.

2. Das System der longitudinalen Verbindungsfasern (Fig. 92).

Dasselbe schlägt eine dem vorigen System entgegengesetzte Richtung ein, indem durch seine Fasern voneinander entfernte Rindenregionen der gleichen Hirnhälfte verbunden werden. Die Zerfaserung des Gehirns weist mehrere kompaktere Bündel dieser Art nach, die namentlich teils den Stirn- mit dem Schläfelappen (fasciculus uncinatus und arcuatus), teils die Hinterhauptsspitze mit der Schläfe (fasc. longitudinalis) verbinden.

3. Das System der Windungsfasern (fibrae propriae, Fig. 92). Sie verbinden unmittelbar benachbarte Rindengebiete miteinander, indem sie sich namentlich um die durch die Gehirnfurchen gebildeten Markeinsenkungen herumschlingen (vgl. a. Fig. 58 *fa* S. 180).

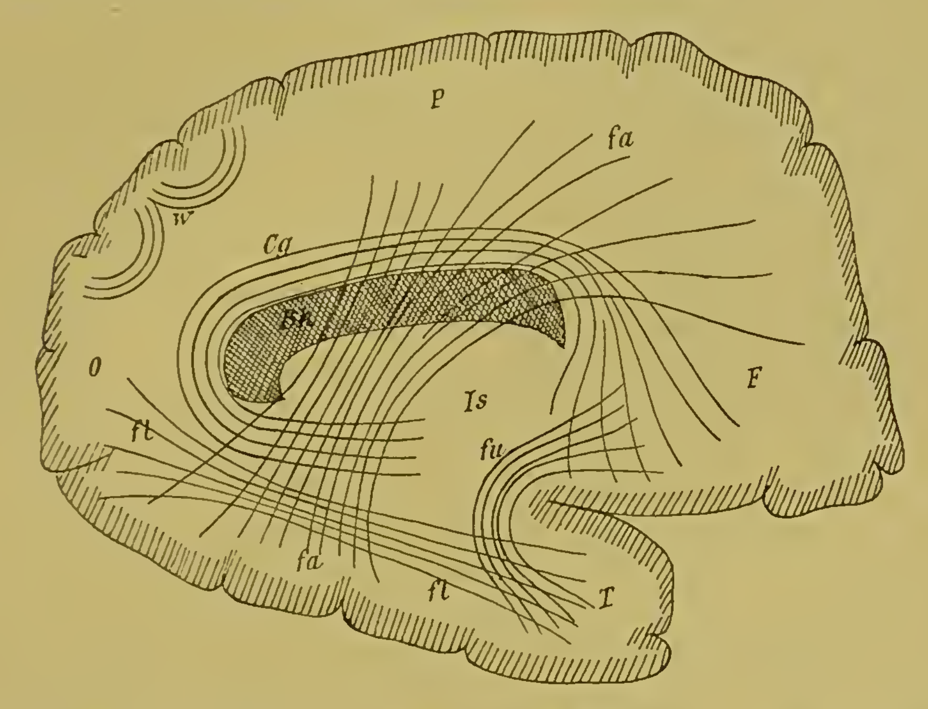


Fig. 92. Systeme longitudinaler Assoziationsfasern, nach EDINGER. *F* Frontal-, *P* Parietal-, *O* Occipital-, *T* Temporalhirn. *Bk* Balken. *Is* Region der Insel. *Cg* Longitudinalfasern der Bogenwindung (Cingulum). *fu* Fasciculus uncinatus, *fl* longitudinalis, *fa* arcuatus. *w* Windungsfasern (Fibrae propriae).

Die so die verschiedenen Gebiete der Großhirnrinde miteinander verbindenden Assoziationssysteme können nun mit Rücksicht auf ihre Ausgangs- und Endpunkte ein dreifaches Verhalten darbieten. Sie können 1) verschiedene Gebiete des Projektionssystems, also zentromotorische oder zentrosensorische Regionen miteinander verbinden; sie können ferner 2) bestimmte Gebiete des Projektionssystems mit andern verbinden, in denen direkt keine Projektionsfasern endigen; und es können endlich wahrscheinlich auch 3) in gewissen Regionen der Rinde Assoziationsfasern verschiedenen Ursprungs zusammenlaufen, so daß diese Zentralgebiete nur indirekt,

nämlich durch die von ihnen ausgehenden und in andern Rindenregionen endigenden Assoziationsfasern, mit dem Projektionssystem in Verbindung stehen. Solche ausschließlich als Endstationen von Assoziationsfasern aufzufassende Rindengebiete sind von FLECHSIG als Assoziationszentren bezeichnet worden[1]. Sie nehmen nach ihm im wesentlichen diejenigen Teile der Großhirnrinde ein, an denen sich keine Sinneszentren befinden, also im menschlichen Gehirn die in Fig. 89 und 90 nicht durch besondere Zeichen angedeuteten Regionen. Danach würden, wenn man jede zusammenhängende Fläche dieser Art als ein einziges Zentralgebiet betrachtet, drei solche Assoziationszentren zu unterscheiden sein: ein vorderes oder frontales, welches den größten Teil des Stirnhirns einnimmt, ein mittleres, insuläres, welches die Rinde der »Insel« und ihrer nächsten Umgebung ausfüllt, und ein hinteres, sehr ausgedehntes, parietotemporales, dem ein großer Teil des Scheitel- und Schläfehirns zufällt. Dabei sollen aber die Begrenzungen zwischen den Projektions- und diesen Assoziationszentren durch Intermediärgebiete und Randzonen vermittelt werden, in denen neben den Assoziations- auch Projektionsfasern mit jenen gemischt oder in einzelnen Bündeln endigen. Die Berechtigung dieser Unterscheidung besonderer, gänzlich der direkten Verbindung mit dem Projektionssystem entbehrenden Zentren ist noch vielfach umstritten, und die Angaben über die Begrenzungen und die Ausdehnung der betreffenden Rindenfelder sind, namentlich mit Rücksicht auf die Ausdehnung der Randzonen und der gemischten Gebiete vielfach unsicher. Immerhin scheint es keinem Zweifel zu unterliegen, daß es Gebiete der menschlichen Hirnrinde gibt, zu denen sich vorzugsweise Assoziationsfasern begeben, und daß dies im allgemeinen die gleichen Gebiete sind, deren Zerstörung sich nicht sowohl in direkten zentromotorischen oder zentrosensorischen Symptomen, als in komplizierteren Funktionsanomalien äußert. Anderseits freilich darf nicht übersehen werden, daß auch die sogenannten direkten motorischen und sensorischen Zentren, wie namentlich die Ausfallssymptome lehren, keineswegs als einfache Projektionen der peripheren Organe auf die Hirnoberfläche betrachtet werden dürfen, da auch hier schon die auftretenden Symptome von komplizierterer Art sind und umfangreiche Stellvertretungen eintreten können, welche die anfänglichen Störungen ausgleichen. Dem entspricht zudem die Tatsache, daß es keine Region der Hirnoberfläche gibt, der nicht neben den Projektions- auch Assoziationsfasern zufließen, ja daß die letzteren wahrscheinlich überall im menschlichen Gehirn die größte Masse der Stabkranzfasern bilden. Spezifische Verschiedenheiten scheinen also in dieser Beziehung überhaupt nicht vorhanden zu sein.

[1] FLECHSIG, Gehirn und Seele [2], 1896. Neurolog. Centralblatt, 1898, Nr. 21.

Da aber demnach jede durch zentrale Eingriffe bedingte Funktionsstörung, wo sie auch stattfinden möge, mehr oder minder komplizierter Art ist, so kann es sich wohl immer nur um eine nähere oder eine entferntere, indirektere Beziehung eines Rindengebietes zu bestimmten peripheren Funktionen, nicht um ein gegensätzliches Verhältnis der verschiedenen Gebiete zueinander handeln. Nach Maßgabe dieser Gesichtspunkte sind dann wohl auch die besonderen Verhältnisse zu beurteilen, die sich in der verschiedenen Verteilung und Mächtigkeit der sogenannten Projektions- und Assoziationszentren vorfinden. Dahin gehört in erster Linie die Beobachtung, daß im menschlichen Gehirn die letzteren, ähnlich wie auch schon die zwischen verschiedenen Hirnteilen verlaufenden größeren Bündel von Assoziationsfasern (Fig. 91 und 92), eine ungleich größere Mächtigkeit als im Gehirn der Tiere erreichen, so daß sie in diesem oft überhaupt nicht nachweisbar sind. Ganz besonders gilt dies von dem frontalen Assoziationszentrum, in dessen stark hervortretender Entwicklung zu einem wesentlichen Teil die Gestaltung des Primaten- und namentlich des Menschengehirns begründet liegt. Endlich mag noch als bemerkenswert hervorgehoben werden, daß dasjenige Rindengebiet, das die umfangreichsten Vertretungen peripherer Organe enthält, die den Körperbewegungen, dem Tastsinn und den Organempfindungen zugeordnete Region in der Umgebung der Zentralwindungen, auch die umfangreichsten Verbindungen mit den Assoziationszentren darbietet.

Der von Flechsig aufgestellte Begriff der »Assoziationszentren« ist in den letzten Jahren Gegenstand lebhafter Erörterungen zwischen den Gehirnanatomen und -pathologen gewesen. Während auf der einen Seite Ramon y Cajal, zum Teil auch Edinger und Hitzig in zustimmendem Sinne sich äußerten, erklärten andere, wie Déjerine, v. Monakow, Siemerling, O. Vogt, die ganze Unterscheidung für undurchführbar, da es keine Rindengebiete gebe, zu denen nicht Projektionsfasern verfolgt werden könnten, ebenso wie anderseits anerkanntermaßen keine existieren, denen Assoziationsfasern fehlen[1]. Natürlich ist die Frage als solche eine rein anatomische. Hier kann nur darauf hingewiesen werden, daß der Entscheidung derselben physiologisch kaum die Bedeutung beizumessen ist, die man ihr vielleicht vom anatomischen Standpunkte aus beilegen möchte. Sicherlich wird man in dem Vorkommen von Rindengebieten, die wahrscheinlich nur indirekt, durch die zu andern Zentren führenden Leitungsbahnen, mit peripheren Organen in Verbindung stehen, einerseits ein Zeugnis für die kompliziertere Struktur des betreffenden Ge-

[1] Ramon y Cajal, Die Struktur des Chiasma opticum, S. 56. Edinger, Vorlesungen[7], I, S. 363 ff. Hitzig, Les Centres de Projection et d'Association, Rapport lu au XIII. Congr. internat. de Méd. à Paris, Le Nevraxe, I. 1900. (Gegenbemerkungen Flechsigs ebend. II, und Erwiderung Hitzigs, 1900.) von Monakow, Monatsschrift für Psychiatrie, Bd. 8, 1900. S. 405. Ergebnisse der Physiologie, 1902, II, S. 587 ff. O. Vogt, Journ. de physiol. et path. gén. 1900. p. 525.

hirns, anderseits ein solches für die besonders verwickelte Funktion eines solchen Rindengebietes selbst sehen dürfen. Aber ein Anlaß, derartigen Rindenteilen eine spezifische Funktion zuzuschreiben, und sie den sogenannten »Projektions-« oder »Sinneszentren« als »psychische Zentren« gegenüberzustellen, dürfte in diesen Verhältnissen schwerlich gelegen sein. Nichts spricht in der Tat dafür, daß die Großhirnrinde nach dem einfachen Schema aufgebaut sei, nach dem sie in einzelnen Teilen gewissermaßen nur Spiegelbilder der peripheren Organe, in andern nur Zentren höherer Stufe enthielte, die zur Verknüpfung solcher direkter Zentren bestimmt wären. Vielmehr liegt es eben im Wesen eines jeden Zentralteils, daß er Elemente verbindet, die, obgleich sie im Gebiet der peripheren Organe räumlich gesondert sind, doch zu einheitlichen Funktionen zusammenwirken. Hier sind es aber schon die niedrigeren Zentralteile, und dann in letzter Instanz die sämtlichen Teile der Hirnrinde, die solche Verbindungen zustande bringen. Darum ist z. B. das sogenannte »Sehzentrum« keineswegs eine bloße Wiederholung der Retinafläche innerhalb der Rinde. Da in diesem Fall die Retina selbst nichts anderes als ein weit vorgeschobenes Stück Hirnrinde ist, so würde eine solche zentrale Verdoppelung eigentlich ein merkwürdiger Luxus sein, den sich die Natur erlaubte. Indem jedoch das Sehzentrum neben den es mit der Retina verbindenden Leitungsbahnen andere enthält, durch die es die Retinaerregungen mit sonstigen beim Sehakte beteiligten Funktionsgebieten, z. B. den motorischen, verbindet, ist eben das Sehzentrum ein wirkliches »Zentrum«, und nicht bloß ein Duplikat des peripheren Organs. Wenn es nun Teile der Großhirnrinde gibt, deren Elemente direkt gar nicht mit peripher verlaufenden Leitungsbahnen in Verbindung stehen, so wird demnach darin immer nur eine Steigerung einer Eigenschaft zu sehen sein, die, als das was den Zentralorganen ihren allgemeinen Charakter gibt, in irgend einem Grade auch für alle jene den peripheren Organen näher stehenden Gebiete schon anzunehmen ist. Von einer Mehrheit »psychischer Zentren« zu reden, dazu kann man nur auf Grund von Voraussetzungen kommen, die physiologisch wie psychologisch gleich unmöglich sind. In Wahrheit gibt es nur e i n psychisches Zentrum: das ist das Gehirn als Ganzes, mit allen seinen Organen, die bei irgendeinem verwickelteren psychischen Vorgang entweder sämtlich oder in so weiter Ausdehnung über verschiedene Gebiete in Aktion treten, daß von irgendeinem innerhalb dieses Ganzen abzugrenzenden psychischen Zentrum niemals die Rede sein kann[1].

8. Struktur der Großhirnrinde.

Der physiologische Versuch, die pathologische Beobachtung und die anatomische Verfolgung der Fasersysteme finden naturgemäß da ihre Grenzen, wo diese Systeme in die Großhirnrinde selbst übertreten. Wie sie in der letzteren endigen, wie sich hier insbesondere die verschiedenen Teile des sogenannten Projektions- und Assoziationssystems, die einem und demselben Gebiet der Hirnrinde zustreben, zueinander verhalten,

---

[1] Vgl. hierzu unten Kap. VI, 7 und 8.

darüber vermag nur die mikroskopische Erforschung der Struktur der Großhirnrinde Aufschluß zu geben. Nun ist die Erkenntnis dieses

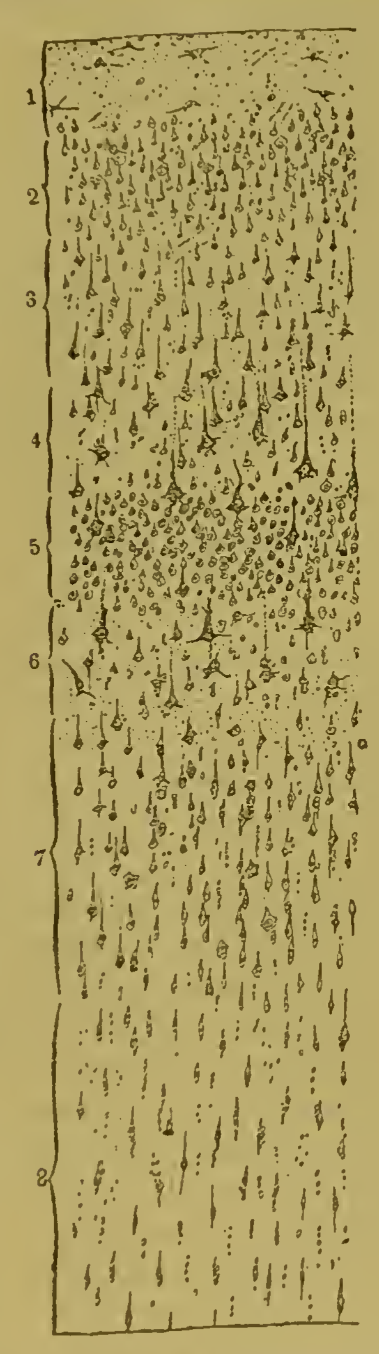


Fig. 93. Schnitt aus der hinteren Zentralwindung, nach RAMON Y CAJAL. *1* plexiforme Schicht. *2* kleine, *3* mittelgroße Pyramidenzellen. *4* große äußere Pyramiden. *5* kleine Pyramiden und Sternzellen. *6* große tiefe Pyramiden. *7* Schicht der Spindel- und dreieckigen Zellen. *8* tieferer Teil dieser Schicht.

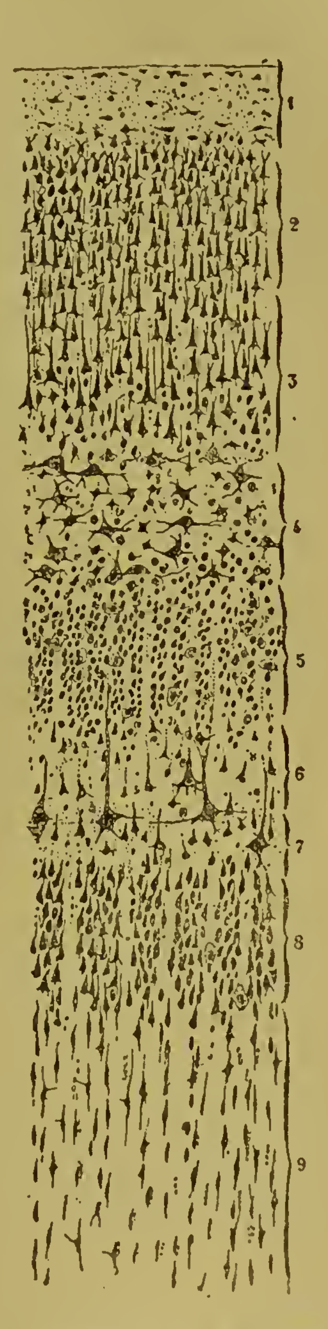


Fig. 94. Schnitt durch die Sehrinde des Menschen, nach RAMON Y CAJAL. *1* plexiforme Schicht. *2* kleine, *3* mittelgroße Pyramiden. *4* Schicht der großen Sternzellen. *5* kleine Sternzellen. *6* kleine Pyramiden mit aufsteigenden Achsenfasern. *7* Riesenpyramiden. *8* Pyramiden mit gebogener aufsteigender Achsenfaser. *9* spindelförmige Zellen.

überaus verwickelt gebauten Gebildes allerdings noch nicht so weit vorgeschritten, daß die Endpunkte der verschiedenen Leitungsbahnen, die zu ihr verfolgt werden können, mit Sicherheit festzustellen wären. Aber einige auch für die physiologische und psychologische Würdigung der einzelnen Leitungssysteme in Betracht kommende Ergebnisse dürften immerhin bereits gewonnen sein.

Vor allem zeigt in gewissen Grundzügen ihres Baues die Großhirnrinde ein übereinstimmendes Verhalten. Überall besteht sie aus mehreren Lagen von Nervenzellen, die nach ihrer Größe, Richtung und Lage in der Hirnrinde des Menschen 8 bis 9 Schichten unterscheiden lassen, im allgemeinen aber in übereinstimmender Anordnung aufeinander folgen, während in der relativen Dicke dieser Schichten und in der Menge der für jede derselben charakteristischen Elemente an den verschiedenen Stellen sehr bedeutende Unterschiede obwalten. Die Figuren 93 und 94 veranschaulichen diese Verhältnisse an zwei typischen Beispielen: die Fig. 93 stellt nämlich einen mikroskopischen Durchschnitt durch die hintere Zentralwindung, also durch einen Teil der zentromotorischen Großhirnsphäre, die Fig. 94 einen solchen durch die Sehrinde des Menschen dar. Wesentlich übereinstimmend sind hier, wie in allen andern von beliebigen Orten stammenden Schnitten, die äußerste und die innerste Schichte, von denen jene durch spindelförmige und quer gestellte, diese durch ebensolche longitudinal gestellte Zellen, jene durch ein vorwiegend horizontal ausgebreitetes Fibrillennetz, diese durch longitudinal hindurchziehende Fasermassen charakterisiert ist. Dagegen treten wesentliche Unterschiede in der sehr verschiedenen Mächtigkeit einerseits der aus großen und kleinen pyramidalen Zellen, anderseits der aus sternförmigen, ebenfalls größeren und kleineren Zellen gebildeten Schichten hervor. In den zentromotorischen Regionen überwiegen weitaus die Pyramidalzellen. Noch mächtiger als der in Fig. 93 abgebildete Schnitt aus der hinteren Zentralwindung, die zwischen dem Typus der »Bewegungsrinde« und der »Assoziationsrinde« (vordere Stirn-, untere Schläfewindungen usw.) die Mitte hält, treten sie an der vorderen Zentralwindung hervor, wo sie, als sogenannte Riesenzellen, von besonderer Größe sind und tief in die 7. Schichte der Spindel- und dreieckigen Zellen herabreichen. Im Gegensatz hierzu treten die Pyramidenzellen, namentlich die großen, in der Sehrinde an Masse und Ausbreitung sehr zurück, während die sternförmigen, nach allen Richtungen Dendriten aussendenden Zellen (4 und 5 Fig. 94) große Ansammlungen bilden.

Dieser verschiedenen Mächtigkeit der charakteristischen Zellenformen gehen auch die Anordnungen der Fasersysteme der Hirnrinde parallel. Wo der Typus der Pyramidenzellen vorwaltet, da zeigen diese eine vorwiegend longitudinale, senkrecht vom Mark zur Hirnoberfläche aufsteigende

Anordnung. Dabei geht ein großer Teil dieser Longitudinalfasern direkt aus den Pyramidalzellen hervor, indem sich namentlich aus den größeren derselben (*A* Fig. 95) die Achsenfortsätze unmittelbar in die Markstränge fortsetzen: in der zentromotorischen Region bilden so diese Fasern offenbar den direkten Ursprung der Pyramidenbahn. Unter den andern Fortsätzen der Pyramidenzellen, die sämtlich den Charakter von Dendriten besitzen, verläuft der stärkste auf der dem Neuriten gegenüberliegenden Seite ebenfalls longitudinal zur äußersten Rindenschicht, um sich in das hier vorhandene Nervennetz aufzulösen: man darf also hier im Sinne der Pfeile eine direkte zentrifugale Leitung annehmen, die in der äußersten Rindenschichte beginnt und sich durch die Pyramidenzellen in die motorischen Bahnen fortsetzt. Dieses System wird aber von andern longitudinalen Fasern durchkreuzt, die teilweise von kleineren Zellen ausgehen, deren Achsenzylinder sich nach kurzem Verlauf spaltet, während andere in zusammenhängenderem Verlauf aus dem Mark aufsteigen, um sich wieder in dem Fibrillennetz der äußersten Rindenschicht aufzulösen: die ersteren dieser Fasern (*B*) bilden, wie man vermutet, Glieder des Assoziationssystems, die ja keinem Hirngebiet fehlen; die letzteren (*D*) sind wahrscheinlich zentripetale Achsenfasern, die zu tieferen, im Mittelhirn gelegenen Zellen gehören.



Fig. 95. Einzelne Zellen und Faserverbindungen aus der zentromotorischen Region, nach RAMON Y CAJAL. *A* große Pyramiden mit nach oben gerichteten Dendriten und abwärts gerichteten Neuriten. *B* Schaltzellen, vielleicht Mittelglieder von Assoziationsfasern. *D* Endverzweigungen aufwärts gerichteter Neuriten.

Auf diese Weise enthält also die Bewegungsrinde: 1) als hauptsächlich charakteristischen Bestandteil die durch die Pyramidenzellen vermittelte zentrifugale Bahn (*A*), 2) ein wahrscheinlich in dem Nervennetz der äußersten Rindenschicht mit jener in Beziehung tretendes zentripetales Fasersystem, das die Endausbreitung eines den tieferen Hirnteilen angehörenden Neuronengebiets bildet (*D*), und 3) eine durch Schaltzellen vermittelte, ebenfalls im allgemeinen longitudinal verlaufende und in das

Fibrillennetz der äußersten Schichte einmündende Assoziationsbahn, deren Leitungsrichtung eine unbestimmte, möglicherweise je nach den ihr zufließenden Erregungen eine wechselnde ist (*B*). Dazu kommt endlich 4) als ein in den zentromotorischen Regionen zurücktretender, aber doch nirgends ganz fehlender Bestandteil das durch die Sternzellen charakterisierte Geflecht, das nach den ihm in der Sehrinde zukommenden Eigenschaften als die Hauptendigung sensorischer Leitungsbahnen anzusehen ist. Von den vorigen unterscheidet sich dieser in der Bewegungsrinde relativ zurücktretende Bestandteil durch den in allen möglichen Richtungen gehenden geflechtartigen Verlauf seiner Fasern. In der Anwesenheit solcher für die sensorischen Zentren kennzeichnender Bildungen in der zentromotorischen Region darf man aber vielleicht einen Ausdruck der Tatsache sehen, daß auch diese Region zugleich ein sensorisches Gebiet ist, in Übereinstimmung damit, daß nach den physiologischen und pathologischen Erfahrungen die Zentren des allgemeinen Sinnes hier ihre Lage haben.

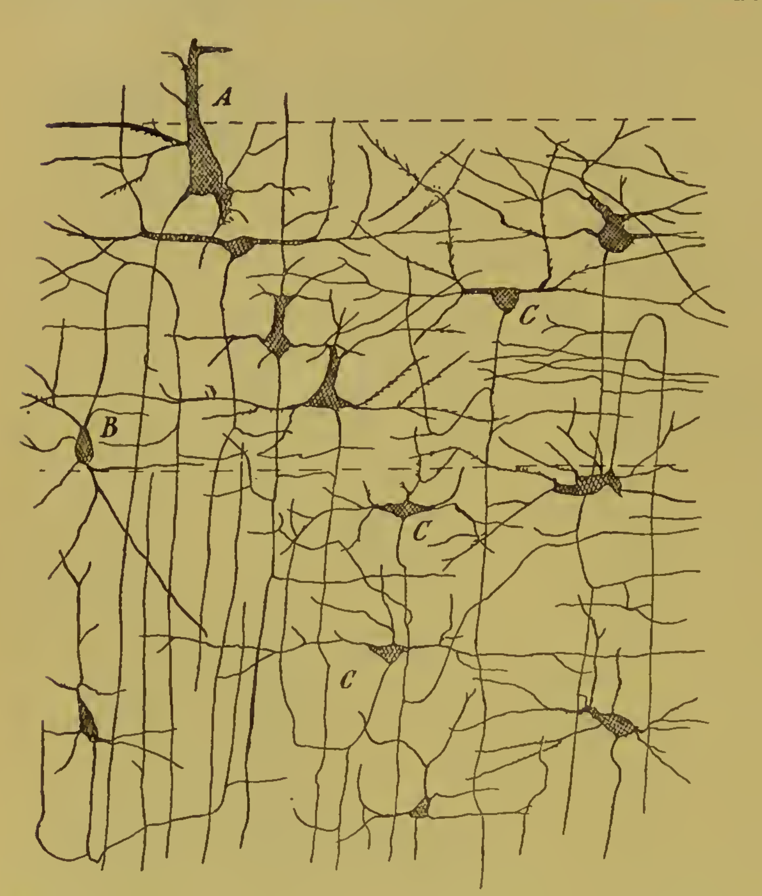


Fig. 96. Aus der Schichte der Sternzellen der Sehrinde, nach RAMON Y CAJAL. *A* Pyramidenzelle. *B* Schaltzelle. *C* Sternzellen.

Betrachten wir dem gegenüber die »Sehrinde« als typisches Beispiel einer eminent sensorischen Region, so bietet sich als der wesentliche Unterschied des Faserverlaufs der, daß diese geflechtartigen, nach allen Seiten, namentlich also auch horizontal verlaufenden Bildungen hier enorm überwiegen, und daß ihnen gegenüber die für die Endigungsstellen der Pyramidenbahnen so kennzeichnenden longitudinalen Fasermassen sehr zurücktreten (Fig. 96). Es sind die schon an dem Durchschnitt Fig. 94 so mächtig hervortretenden kleineren und größeren Sternzellen, die mit

ihren nach allen Seiten sich erstreckenden Ausläufern diese wahrscheinlich nur aus ineinander eingreifenden Neuronen von relativ beschränktem Umfang bestehenden Geflechte hervorbringen (*C*). Wie nun aber der Bewegungsrinde dieses, wie man annehmen darf, mit den sensorischen Funktionen zusammenhängende Gebiet nicht ganz fehlt, so finden sich anderseits in der Sehrinde, nur in beschränkterer Ausdehnung, die charakteristischen Systeme der ersteren wieder: so namentlich die mit den Pyramidalzellen (*A*) verbundenen longitudinalen zentrifugalen, sowie die von tieferen Zellengebieten zur Rinde aufsteigenden zentripetalen Fasern, und endlich die mutmaßlichen Assoziationsfasern mit ihren Schaltzellen (*B*). Hieraus wird man schließen dürfen, daß auch die Sehrinde zentromotorische Funktionen besitze. Wahrscheinlich sind es speziell die Augenmuskeln, vielleicht aber noch andere mit den Augenmuskeln in Korrelation stehende Bewegungsorgane, denen von hier aus Innervationen zufließen können, wie denn auch H. MUNK bei Tieren Augenbewegungen bei Reizung der Sehrinde beobachtet hat[1].

Geringere Unterschiede als zwischen den hier als Haupttypen behandelten Regionen der Sehrinde und der Bewegungsrinde finden sich zwischen den verschiedenen Gebieten der letzteren sowie zwischen der Sehrinde und den andern vorwiegend sensorischen Regionen. Der Unterschiede der ersteren Art ist oben schon gedacht worden. In der Riechrinde sind die Pyramidenzellen beim Menschen noch spärlicher als in der Sehrinde zu finden; die kleineren Pyramiden fehlen hier ganz. Die Hörrinde ist dagegen durch ihre besonders große Zahl sternförmiger Zellen und durch mächtige sensorielle Fasernetze ausgezeichnet. In der »Assoziationsrinde« endlich treten diese Plexus zurück, während die Körnerschichten, in denen sich vorzugsweise Schaltzellen von verschiedener Form befinden, eine überwiegende Rolle spielen.

Nach allem dem wird man als allgemeines Ergebnis der Erforschung der Struktureigenschaften der Großhirnrinde dieses aussprechen können, daß nicht nur die wesentlichen Strukturelemente für alle Rindengebiete übereinstimmende sind, sondern daß auch die allgemeine Anordnung derselben keine tiefer greifenden Unterschiede darbietet; daß aber allerdings mehrere Schichten mit den für sie charakteristischen Elementen je nach den besonderen Funktionen der einzelnen Rindenteile eine sehr verschiedene Ausbildung besitzen. In dieser Beziehung scheinen namentlich zwei Arten zelliger Elemente mit den an sie gebundenen Verlaufsformen

[1] RAMON Y CAJAL, Studien über die Hirnrinde des Menschen, deutsch von BRESLER. Heft 1: Die Sehrinde. Heft 2: Die Bewegungsrinde, 1900. Heft 3: Die Hörrinde, 1902. Comparative Study of the sensory areas of the human cortex. Decennial of the Celebration of the Clark University, 1899, p. 311 ff.

von Fasersystemen kennzeichnend zu sein: die Pyramidalzellen mit ihren longitudinal verlaufenden Fasern, und die Sternzellen mit ihren Fasernetzen: die ersteren charakteristisch für die zentromotorischen Regionen und darum wohl hauptsächlich als Ausgangspunkte der großen zentrifugalen Leitungsbahnen anzusehen; die letzteren für die sensorischen Regionen, also wahrscheinlich hauptsächlich Endstationen zentripetal leitender Bahnen. Dazu scheinen dann noch, als ein dritter charakteristischer und in seiner Mächtigkeit verschieden entwickelter Bestandteil, gewisse longitudinal gestellte und mit entsprechenden Fasersystemen verbundene Zellen mit kurzem Neuronengebiet zu kommen, die vielleicht als Substrate der sogenannten Assoziationsbahnen angesehen werden können. In allen Regionen der Großhirnrinde scheint schließlich die äußerste Schicht mit ihren netzförmigen Faserverzweigungen ein Gebiet zu bilden, in welchem die verschiedensten Leitungsbahnen in Kontakt miteinander treten.

Die Frage, ob die verschiedenen Teile der Großhirnrinde eine spezifisch abweichende Struktur besitzen, welche zugleich über die verschiedene Funktion derselben Rechenschaft geben könne, oder ob sie von wesentlich gleichartiger Beschaffenheit seien, ist in neuerer Zeit mehrfach Gegenstand der Diskussion gewesen. Während sich Meynert[1] in seinen epochemachenden Untersuchungen über die Hirnrinde des Menschen für die Gleichartigkeit ihrer Struktur ausgesprochen hatte und sich ihm in dieser Beziehung Golgi[2] und Kölliker[3] anschlossen, ist namentlich Ramon y Cajal[4], dem wir bis jetzt die meisten Aufschlüsse über die hier obwaltenden Strukturverhältnisse verdanken, für die Annahme spezifischer Unterschiede eingetreten. Bei näherer Prüfung scheint jedoch diese Divergenz der Ansichten kaum eine wesentliche zu sein, sondern mehr darauf hinauszugehen, daß man unter »spezifischen« Struktureigenschaften hier und dort nicht dasselbe versteht. Gerade Ramon y Cajals Untersuchungen haben die außerordentlich große Strukturähnlichkeit der verschiedenen Gebiete schlagend erwiesen und gezeigt, daß es sich hier überall nur um relative Unterschiede in der Mächtigkeit der einzelnen Elemente und Schichten handelt; ja indem diese Untersuchungen es wahrscheinlich machen, daß die verschiedenen zentromotorischen, sensorischen und »assoziativen« Funktionen an bestimmte Zellen- und Fasersysteme gebunden sind, die in der Regel in allen Gebieten der Hirnrinde vorkommen, und daß alle diese Funktionen wesentlich nur durch die verschiedenen Leitungsrichtungen und diese wieder durch die verschiedenen Verbindungsweisen mit peripheren Organen und mit andern Rindengebieten bedingt sind, zerstören sie eigentlich jede Möglichkeit, spezifische elementare Substrate für die sogenannten spezifischen Funktionen der Hirnteile anzunehmen. Sie zwingen vielmehr zu

[1] Meynert, Vierteljahrsschr. f. Psychiatrie, Bd. 1, S. 97, 198. Bd. 2, S. 88. Strickers Gewebelehre, Bd. 2, S. 704 ff.

[2] Golgi, Sulla fina Anatomia degli organi centrali, 1886.

[3] Kölliker, Gewebelehre[6], Bd. 2, S. 809 ff.

[4] Ramon y Cajal, Studien über die Hirnrinde des Menschen, Heft 1, S. 5 ff. Vgl. auch Flechsig, Die Lokalisation der geistigen Vorgänge, S. 82 ff.

der Folgerung, daß es nicht ein spezifischer Charakter der Elemente, sondern lediglich die verschiedene Verbindungsweise derselben ist, auf der die Verschiedenartigkeit der Leistungen beruht. Es ist aber, wie wir im Folgenden sehen werden, eines der merkwürdigsten Schauspiele, das gerade die moderne Hirnanatomie darbietet, daß sie mit der größten Energie an der Annahme spezifischer Leistungen festhält, während ihre eigenen Ergebnisse die Durchführung dieser Annahme immer unmöglicher machen, und vielmehr, soweit aus den Strukturverhältnissen überhaupt Zeugnisse zu gewinnen sind, sprechende Belege gegen die spezifische Natur der elementaren nervösen Funktionen enthalten.

9. Allgemeine Prinzipien der zentralen Leitungsvorgänge.

a. Prinzip der mehrfachen Vertretung.

Die Verfolgung der Leitungsbahnen, ihr Zusammentreffen und ihre Beziehungen in den einzelnen Teilen der Zentralorgane legen Vermutungen über die Funktionen der letzteren so nahe, daß man begreiflicherweise vielfach schon auf die anatomischen Verhältnisse Schlüsse über die funktionelle Bedeutung der Teile gegründet hat. Obgleich nun solche Schlüsse immer nur einen problematischen Wert haben können und der Ergänzung durch die direkte physiologische Analyse der Leistungen bedürfen, so ist es doch einleuchtend, daß die Verhältnisse der Leitung, auch wenn man von jener Funktionsanalyse noch ganz und gar absieht, namentlich insofern Anhaltspunkte für diese selbst gewähren können, als sich auf Grund jener Verhältnisse gewisse Vorstellungen von vornherein als unzulässig und andere als mehr oder minder wahrscheinlich werden betrachten lassen. So wird man z. B. ohne weiteres zugeben, daß eine Hypothese, die den Vorgang der Tonwahrnehmung einfach aus Mitschwingungen irgendwelcher abgestimmter Nerventeilchen im Gehirn erklären wollte, angesichts der verwickelten Verhältnisse der Acusticusleitung, wie sie das Schema der Fig. 77 (S. 231) versinnlicht, keine Wahrscheinlichkeit für sich haben würde, oder daß die Vorstellung, der Akt des räumlichen Sehens komme durch eine unmittelbare Projektion des Netzhautbildes auf Elemente des Sehzentrums zustande, die analog den Stäbchen und Zapfen der Retina mosaikartig angeordnet seien, weder mit dem was wir über die Beziehungen der Optikusleitung zu andern, namentlich motorischen Nervenbahnen erfahren haben, noch mit den gewonnenen Aufschlüssen über die Struktur der Sehrinde leicht zu vereinigen wäre. In diesem Sinne wird es demnach eine nützliche Vorbereitung zu den Betrachtungen des nächsten Kapitels sein, wenn wir hier, am Schlusse der Erörterung der für die psychologischen Funktionen der Nervenzentren bedeutsameren Leitungswege, die Gesichtspunkte hervorheben, die sich aus der Gesamtheit der

geschilderten Verhältnisse zu ergeben scheinen, und sie in einigen prinzipiellen Sätzen zu formulieren suchen.

Hier läßt sich nun als ein erstes und allgemeinstes Prinzip das schon auf Grund der ersten planmäßig durchgeführten mikroskopischen Zergliederung des Gehirns von MEYNERT formulierte Prinzip der mehrfachen Vertretung allen andern voranstellen. Es sagt aus, daß im allgemeinen jedes vom Zentralorgan beherrschte periphere Körpergebiet nicht einmal, sondern mehrmals im Zentralorgan repräsentiert ist, so daß also, wenn man sich der freilich, wie wir bald sehen werden, an sich eigentlich unzulässigen Vergleichung mit einem Spiegelbilde bedienen wollte, jedes Sinnes- und jedes Bewegungsorgan und sogar jeder kleinste Teil eines solchen, jedes sensible oder motorische Element, nicht einmal, sondern mehrmals im Zentralorgan abgebildet wäre. So hat jeder Muskel eine nächste Vertretung schon im Rückenmark, von dem aus er eventuell ohne Einwirkung höherer Zentralgebiete gereizt oder auch in seiner Erregung gehemmt werden kann; dazu kommt dann eine zweite Vertretung in den Regionen des Mittelhirns, den Vier- oder Sehhügeln, und eine dritte in den zentromotorischen Regionen der Großhirnrinde. Insofern diese mit Gebieten des Kleinhirns und mit Assoziationszentren verbunden sind, würden endlich indirekte Vertretungen auch hier anzunehmen sein. Nun ist es durchaus nicht notwendig, daß bei jeder Funktion peripherer Elemente die sämtlichen zentralen Vertretungen derselben mitwirken. Vielmehr ist es unverkennbar, daß vielfach in den niederen Zentralgebieten Wirkungen auf die peripheren Organe ausgeübt werden können, bei denen gar keine Beteiligung höherer Vertretungen stattfindet. Wohl aber pflegt umgekehrt jede von höheren Gebieten ausgehende Wirkung teils direkt durch niedrigere Zentren vermittelt zu werden, teils wenigstens begleitende Erregungen in ihnen auszulösen. In diesem Sinne erweist sich also das Prinzip der mehrfachen Vertretung bereits als eine Folge der zusammengesetzten Natur aller zentralen Funktionen, und in der Art, wie sich das Zusammenwirken der einem und demselben peripheren Gebiet zugehörigen Vertretungen steigert, führt dasselbe zugleich ohne weiteres zu dem folgenden Prinzip über.

b. Prinzip der aufsteigenden Komplikation der Leitungswege.

In den Zentralorganen der höheren Wirbeltiere kommt deutlich das Gesetz zur Geltung, daß die Verzweigungen der Leitungsbahnen und die durch dieselben vermittelten Beziehungen funktionell verschiedener, aber irgendwie zusammengehöriger Zentralgebiete zueinander rasch von unten nach oben zunehmen. Im Rückenmark ist die Verbindung irgendeiner im peripheren Nerven einheitlich zusammengefaßten Leitungsbahn mit

Nebenbahnen von verhältnismäßig beschränkter Art. Im verlängerten Mark und im Mittelhirn nehmen diese Verbindungen schon sehr erheblich zu. In dem Mittelhirnteil der Acusticus- und Optikusbahn z. B. sehen wir Verbindungen teils mit andern sensorischen, teils mit motorischen Zentren, wie sie im Rückenmark nur nach einem verhältnismäßig einfachen Schema beobachtet werden, in ungemein viel komplizierterer Form sich wiederholen. In der Großhirnrinde findet diese Steigerung der Leitungsverbindungen schließlich darin ihren Ausdruck, daß an jeder Stelle der Rinde, so verschieden auch vermöge der nächsten Leitungsverbindungen ihre unmittelbare Funktion sein mag, doch Leitungssysteme der verschiedensten Art zusammentreffen, so daß irgendeine sogenannte »Sinnesrinde« immer zugleich partiell die Bedeutung einer »Bewegungs«- und daneben noch selbst die einer »Assoziationsrinde« besitzt. So ist vermöge dieser wachsenden Komplikation der Vertretungen in aufsteigender Richtung speziell die Großhirnrinde der höheren Tiere und des Menschen wahrscheinlich in jedem ihrer Punkte selbst schon eine mehrfache Vertretung, insofern z. B. irgendeine Stelle der Sehrinde neben der Vertretung einer Stelle der peripheren Netzhaut auch Vertretungen motorischer Gebiete, die mit der Funktion des Sehens in Beziehung stehen, sowie möglicherweise solche anderer funktionell verbundener sensibler Stellen und endlich durch die Assoziationsfasern noch indirekte Vertretungen entfernterer, aber beim Sehakt irgendwie mitwirkender Funktionsgebiete enthält. Wäre daher die Vorstellung, irgendein Sinneszentrum sei im wesentlichen nichts anderes als eine zentrale Projektion der peripheren Sinnesfläche, das Sehzentrum z. B. eine solche der Retina, das Hörzentrum des sogenannten Resonanzapparates im Labyrinth, aus physiologischen und psychologischen Gründen zulässig, so würden schon die anatomischen Tatsachen schwerwiegende Gründe gegen die Möglichkeit einer solchen Vorstellung enthalten.

Dieses Prinzip der wachsenden Differenzierung in aufsteigender Richtung macht zugleich eine andere Tatsache verständlich, auf die bereits die gröbere Morphologie des Gehirns hinweist, die aber vor allem bei der näheren Verfolgung der Leitungsbahnen sowie bei den im folgenden Kapitel zu schildernden funktionellen Erscheinungen deutlich hervortritt. Dies ist die Tatsache, daß manche, ja vielleicht die meisten der Funktionen, die bei dem Menschen und den höheren Säugetieren ihre letzte zusammenfassende Vereinigung erst in der Großhirnrinde finden, bei den niederen Wirbeltieren schon in den Ganglien des Mittelhirns vollständig zentralisiert zu sein scheinen: so namentlich gewisse Sinnesfunktionen, wie Sehen und Hören. Dem entspricht, daß selbst bei den niederen Ordnungen der Säuger, wie z. B. bei den Nagetieren, die Rindenvertretungen solcher

Organe bei weitem nicht die Mächtigkeit und die funktionelle Bedeutung erlangen, die sie beim Menschen besitzen. Das Zentralorgan schafft sich demnach nur in dem Maße neue Vertretungen, als kompliziertere Zusammenfassungen funktioneller Einheiten erforderlich werden. In gleichem Maße werden dann aber die bisherigen Zentralstationen verhältnismäßig reduziert. Daraus erklärt sich das relative Zurücktreten der Mittelhirngebiete im Gehirn der höheren Tiere und des Menschen.

c. Prinzip der Differenzierung der Leitungsrichtungen.

Sieht man sich nach den Zeugnissen um, welche die Verfolgung der Leitungsbahnen etwa für spezifische Verschiedenheiten der Funktionen zentraler Elemente und der zu ihnen gehörenden Leitungsbahnen erbracht hat, so läßt sich nur *ein* Ergebnis als ein mit Wahrscheinlichkeit aus den anatomischen und physiologischen Beziehungen abzuleitendes ansehen: dies ist die mit der doppelten Ursprungsweise der Nervenfortsätze zusammenhängende *doppelte Leitungsrichtung*, wie sie zuerst von RAMON Y CAJAL vom anatomischen Standpunkte aus angenommen worden ist, und wie sie in gewissen elementaren Tatsachen der Nervenmechanik ihre Stütze findet (S. 137). Durch dieses Verhältnis ist die dereinst den Nerven zugeschriebene und mit ihren Eigenschaften kaum in irgendeinen verständlichen Zusammenhang zu bringende Tatsache der Ausbildung bestimmter Leitungsrichtungen auf einen eigentümlichen *Differenzierungsprozeß der Nervenzelle* zurückgeführt, der, wie früher erörtert, in dem in jeder Zelle stattfindenden Verhältnis erregender und hemmender Wirkungen, die sich unter dem Einfluß jener Differenzierung in verschiedenem Maße auf bestimmte Regionen der Zelle verteilen, ihre Erklärung findet. Eben darum wird man nun aber diese Ausbildung verschiedener Leitungsrichtungen kaum als ein überall zur Geltung kommendes Prinzip betrachten dürfen, sondern eben nur als ein Entwicklungsprinzip, das neben ihm bestehende fortan undifferenziert bleibende Zustände zentraler Elemente keineswegs ausschließt. Auch sind uns ja solche in zahlreichen Zellenformen begegnet, bei denen ein doppelter Ursprungstypus der Leitungsbahnen anatomisch nicht nachzuweisen und auch physiologisch unwahrscheinlich ist. Das sind aber bemerkenswerterweise immer zugleich Fälle, in denen überhaupt keine funktionellen Bedingungen vorliegen, die differente Leitungsrichtungen bzw., was eigentlich der zutreffendere Ausdruck ist, Hemmungen einer in bestimmter Richtung zugeleiteten Erregung erforderlich machen. So ist schon bei zahlreichen Zellen des sensorischen Systems, von den Zellen der Spinalganglien an, jene Differenzierung einigermaßen zweifelhaft; und bei zahlreichen Schaltzellen, die teils innerhalb der Zentralorgane, teils

weit vorgeschoben in peripheren Sinnesapparaten vorkommen, fehlt physiologisch jeder Anhaltspunkt für die Annahme einer bestimmten Leitungsrichtung, und nicht minder morphologisch jede Andeutung einer doppelten Ursprungsform. (Vgl. oben S. 204 f.)

Beruht demnach die Differenzierung der Leitungsrichtungen auf einem der Nervenzelle eigenen Differenzierungsprozeß, der an eine besondere Ausbildung der Zellstruktur gebunden zu sein scheint, so ist nun aber zugleich diese Differenzierung die einzige, die sich überhaupt bei der Untersuchung der Leitungswege erkennen läßt, und sie ist, wie man hinzufügen muß, die einzige, die vom Standpunkt der reinen Betrachtung der Leitungsbahnen aus erkennbar sein kann. Denn diese Untersuchung kann natürlich immer nur darüber Aufschluß geben, wo, zwischen welchen Endgebieten und allenfalls in welchen Richtungen die Vorgänge geleitet werden. Über die Natur der Vorgänge selbst kann sie aber nichts aussagen. Immerhin ist es ein für die Physiologie der zentralen Funktionen beachtenswerter Gesichtspunkt, daß außer jener Differenzierung der Leitungsrichtungen weitere qualitative Unterschiede der zentralen Elemente weder morphologisch noch auf Grund der Mechanik der Innervation nachzuweisen sind.

d. Prinzip der zentralen Verknüpfung räumlich getrennter Funktionsgebiete. Theorie der Kreuzungen.

Unverkennbar empfängt das Prinzip der mehrfachen Vertretung peripherer Gebiete sehr häufig seine besondere Bedeutung durch die Tatsache, daß Körperorgane, die räumlich mehr oder minder weit entfernt voneinander abliegen, dabei aber gemeinsam funktionieren, in ihren zentralen Vertretungen einander auch räumlich genähert werden, so daß nun Leitungsbahnen, die solche synergische Funktionen vermitteln, auf den kürzesten Wegen zwischen diesen ihren zentralen Vertretungen möglich sind. So kommen die bei den Ortsbewegungen des Menschen und der Tiere wirksamen Nervenbahnen zum Teil in sehr verschiedener Höhe aus dem Rückenmark hervor. Aber im Zentralorgan gibt es mehrere Gebiete, teils im Mittelhirn teils in der Hirnrinde, wo die Zentren dieser Bewegungen einander sehr nahe gerückt sind, so daß bei willkürlichen wie bei unwillkürlichen, rein reflektorischen Bewegungen eine angemessene Koordination der Bewegungen durch leitende und eingeübte Verbindungen zwischen naheliegenden Zentren vermittelt werden kann. Gerade so erscheinen die bekannten Beziehungen zwischen den rhythmischen Gehörsvorstellungen und den rhythmischen Körperbewegungen verständlich, wenn wir uns der Verbindungen erinnern, die in so mannigfacher Weise die Acusticuszentren mit den Bewegungszentren auf relativ kurzen Wegen verbinden. Eine der wichtigsten Bedeutungen, welche die Leitung im

Zentralorgan überhaupt besitzt, scheint daher die zu sein, daß sie im buchstäblichen Sinne zentralisiert, indem sie Verbindungen zwischen den verschiedenen Funktionsherden schafft und einheitliche Regulierungen räumlich getrennter, aber teleologisch zusammengehöriger Funktionen zustande bringt. Hierdurch wird dann zugleich bedingt, daß jede einzelne Funktion, da sie uns eben nur in dieser ihrer zentralisierten Form geläufig ist, eigentlich immer selbst schon aus einer Verbindung vieler Funktionen besteht, die über verschiedene und manchmal sogar über räumlich weit getrennte periphere Organe verteilt sind. Darum ist es aber auch von vornherein eine unzulässige Auffassung der zentralen Leitungsverbindungen, wenn man sich etwa vorstellt, es gebe einen zentralen Sehakt, der von motorischen Innervationen und von Beziehungen verschiedener Retinaelemente zueinander unabhängig wäre: das zentrale Sehorgan ist ja eben keine bloße Projektion der Retina auf die Gehirnoberfläche, sondern ein höchst verwickeltes Gebilde, in welchem alle bei der Sehfunktion beteiligten Partialfunktionen vertreten sind. Oder es ist ein Irrtum, wenn man die rhythmische Form aufeinanderfolgender Gehörseindrücke als eine bloß der zentralen Hörfläche zukommende Erregungsform glaubt isolieren und von den Bewegungsimpulsen, die sich mit ihr assoziieren, sondern zu können. Jede zu unserer Beobachtung kommende psychophysische Funktion ist eben an und für sich schon eine zentralisierte Funktion, d. h. ein synergisches Zusammenwirken mehrerer peripherer Funktionen. Was das periphere Gehörorgan oder was die Retina für sich bei der Bildung unserer Wahrnehmungen leisten könnte, wissen wir nicht, und können wir niemals ermitteln, weil die Funktionen des Ohres wie des Auges und aller andern Organe immer nur in jenem zentralisierten, d. h. mit andern Funktionsgebieten in Beziehung gesetzten Zustand unserer Beobachtung gegeben sind.

Unter den Zusammenfassungen räumlich getrennter peripherer Organe zu einheitlich zentralisierten, synergischen Funktionen nehmen nun diejenigen, die durch die Kreuzungen der Leitungsbahnen vermittelt werden, eine besonders wichtige Stellung ein, weil bei ihnen die Scheidungen und Neuordnungen der Bahnen durch den Übergang auf die entgegengesetzte Hirnhälfte den denkbar höchsten Grad erreichen, und weil infolgedessen auch die funktionelle Bedeutung dieser zentralen Neuordnungen am deutlichsten in die Augen springt. Unter den Kreuzungen selbst bietet wieder die durch das ganze Tierreich hindurch in einer klaren Entwicklungsfolge auftretende Sehnervenkreuzung die augenfälligsten Beziehungen zur Funktion des Sehens dar. Wo das zusammengesetzte Auge in seinen einfachsten Entwicklungsformen vorkommt, wie bei den facettierten Augen der Insekten, da bildet das Netzhautbild ein

grobes Mosaik, welches, weil jede Facette als ein dioptrisch relativ unabhängiges Gebilde erscheint, räumlich ebenso wie das äußere Objekt orientiert ist, so daß also oben und unten, rechts und links am Objekt und an seinem Bilde einander genau entsprechen. Demgemäß bewegt sich denn auch ein solches Auge, falls es über einen Muskelapparat verfügt, nicht um einen in seinem Innern liegenden Drehpunkt, sondern es sitzt auf einem beweglichen Stiel, dreht sich also, ähnlich wie ein Tastorgan, um einen hinter ihm im Körper des Tieres liegenden Punkt. Wie nun bei den Wirbellosen überhaupt die meisten Nervenbahnen auf der gleichen Körperseite bleiben, so scheinen bei ihnen auch die optischen Bahnen keine nennenswerten Kreuzungen zu erfahren. Der volle Gegensatz dieses Verlaufes findet sich dann aber sofort bei den niedersten Wirbeltieren, indem gerade bei ihnen die optischen Bahnen vollständig gekreuzt sind, so daß die Retina des rechten Auges ausschließlich in der linken, die des linken Auges in der rechten Hirnhälfte vertreten wird. Ramon y Cajal hat mit genialem Scharfblick vermutet, in dieser Einrichtung möge wohl eine Kompensation der in dem dioptrischen Apparat des Wirbeltierauges stattfindenden Umkehrung des Netzhautbildes gelegen sein, damit zusammenhängend, daß bei den niederen Wirbeltieren im allgemeinen die Augen seitlich gestellt sind, und daß bei ihnen daher kein gemeinsames Bild der Objekte, wohl aber eine Ergänzung der beiden Bilder insofern stattfindet, als das eine Auge diejenigen Teile eines ausgedehnteren Gegenstandes sieht, die dem andern unsichtbar sind, und umgekehrt. Damit würde zugleich verständlich, daß die Kreuzung in dem Maße zu einer bloß partiellen wird, als die Augen, nach vorn gestellt, ein gemeinsames Gesichtsfeld gewinnen, wie bei vielen höheren Säugetieren und namentlich beim Menschen. Ramon leitet nun aber diese Verhältnisse aus der Voraussetzung ab, daß das Netzhautbild unmittelbar auf die Sehrinde projiziert werde. Denkt man sich nämlich, die seitliche Stellung der beiden Augen sei eine solche, daß sich im rechten genau die Hälfte *a b*, im linken die Hälfte *b c* des Objektes *a b c* (Fig. 97) abbildet, so sind offenbar wegen der Umkehrung der Bilder die beiden Halbbilder der Netzhäute $\alpha\,\beta$ und $\beta\,\gamma$ fehlerhaft zu einander orientiert, wenn wir uns $\beta\,\gamma$ als unmittelbare Fortsetzung von $\alpha\,\beta$ denken, weil dann γ an α, nicht β an β sich anschließt. Findet nun eine totale Kreuzung der Optikusfasern statt, so wird in der Projektion auf die zentrale Sehfläche die Inkongruenz aufgehoben, indem sich jetzt die beiden Hälften des Bildes als Halbbilder genau so wie am äußeren Objekt aneinander fügen lassen ($\alpha'\,\beta'$, $\beta'\,\gamma'$). Ramon ist der Meinung, die so durch die optische Konstruktion des Auges nötig gewordene Sehnervenkreuzung habe den Ausgangspunkt aller weiteren Kreuzungen von Leitungsbahnen gebildet, indem zunächst die motorischen

Bahnen der Augenmuskeln, dann die weiteren, wieder mit diesen in Korrelation stehenden motorischen und sensorischen Bahnen gefolgt seien[1]. Aber diese sinnreiche Hypothese läßt sich doch, so wahrscheinlich es ist, daß zwischen Sehnervenkreuzung und binokularer Synergie ein Zusammenhang besteht, in dieser Form unmöglich durchführen, weil sie schon anatomisch auf Schwierigkeiten stößt, außerdem aber auf Voraussetzungen über die Natur des Sehaktes beruht, die mit unserer sonstigen Kenntnis desselben, und die im Grunde auch mit allem dem, was wir über die Beschaffenheit und den Verlauf der Leitungsbahnen und ihre Endigungen in der Hirnrinde wissen, im Widerspruch stehen. Da die Retina selbst, wie oben bemerkt, ein in der Peripherie vorgeschobener Teil des Zentralorgans ist, so würde es zunächst schon auffallen, daß nicht die Desorientierung des Bildes auf der Netzhaut, wohl aber eine solche auf der Hirnrinde stören soll. Offenbar liegt dem die Vorstellung zugrunde, das Bewußtsein residiere selbst in der Hirnrinde und nehme hier ein Bild der Außenwelt wahr, das darum an dieser Stelle genau der wirklichen Lage der äußeren Objekte entsprechen müsse. Daß die Windungen der Rinde hier schon gewisse Schwierigkeiten machen, hat auch RAMON anerkannt. Man müßte sich daher immer noch mit der Annahme helfen, in jedem individuellen Gehirn würden die durch diese Faltungen der Oberfläche entstehenden Desorientierungen der Bilder durch eine merkwürdig genaue Adaptation der Verteilung der Kreuzungsfasern wieder ausgeglichen. Aber dazu kommen noch weitere Bedenken. Wenn das Bild auf der zentralen Sehfläche genau den räumlichen Eigenschaften der Objekte entspräche, so müßte erwartet werden, daß nicht bloß binokular die durch die Umkehrung des Bildes entstehende Asymmetrie durch die

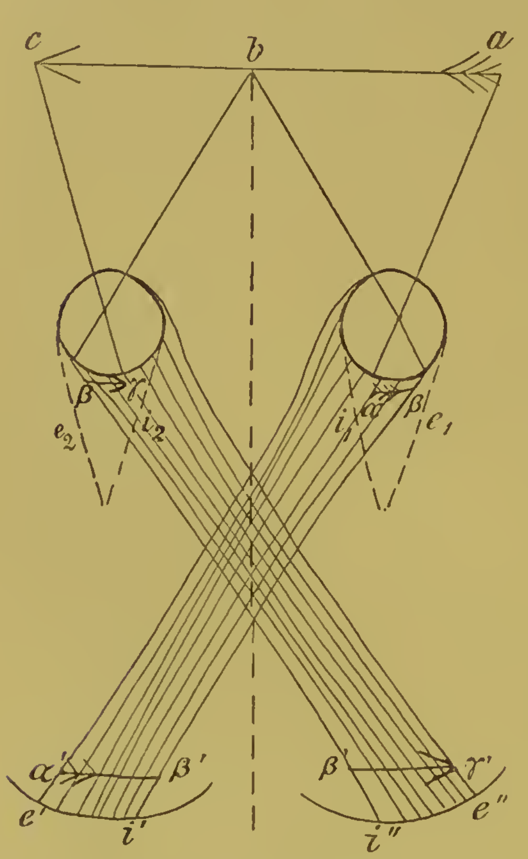


Fig. 97. Schema des binokularen Sehaktes bei einem Wirbeltier mit seitlich gestellten Augen und totaler Sehnervenkreuzung.

[1] RAMON Y CAJAL, Die Struktur des Chiasma opticum, S. 22 ff.

Kreuzungen über dem Chiasma sich ausgleiche, sondern daß auch für jedes einzelne Auge eine analoge Ausgleichung in bezug auf das Verhältnis von oben und unten stattfinde. Was im Netzhautbild oben ist, müßte sich im Sehzentrum unten befinden, und umgekehrt. Die Kreuzung der Optikusfasern zwischen rechts und links würde dann in jedem Sehnerven noch von einer vertikalen Kreuzung begleitet sein. Eine solche ist aber nicht nachzuweisen. Auch bei den Fällen von sogenannter kortikaler Hemianopsie beim Menschen ist von ihr nirgends die Rede. Wohl aber ist bemerkenswert, daß gerade die kortikale Hemianopsie in ihren Symptomen viel weniger deutlich ist als die bei Faserunterbrechungen im Tractus opticus und Sehhügel beobachtete, indem dort namentlich kleinere Defekte entweder symptomlos verlaufen oder bloß mit einer Herabsetzung, nicht mit einer völligen Aufhebung der Lichtempfindlichkeit verbunden sein können[1]. Davon müßte offenbar das Gegenteil erwartet werden, wenn für den Sehakt vor allem eine ungestörte Rekonstruktion der Lageverhältnisse des Objektes in der Sehrinde erforderlich wäre. Anderseits ist zu bedenken, daß es für die Auffassung der Gegenstände in aufrechter Lage trotz der optischen Umkehrung ihrer Bilder eine sehr viel einfachere und plausiblere Erklärung gibt. Sie besteht darin, daß überall,

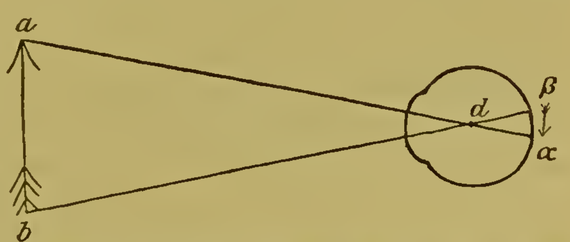


Fig. 98. Verhältnis der Bildlage auf der Retina zu den Bewegungen des Auges.

wo das Sehorgan zu einem mit Bildumkehrung verbundenen dioptrischen Apparat geworden ist, auch der Drehpunkt des Auges nicht mehr, wie bei den gestielten Augen der Wirbellosen, hinter dem Auge im Innern des Tierkörpers, sondern in einem Punkte *d* im Auge selbst liegt (Fig. 98). Wenn der Zentralpunkt des Sehens im gelben Fleck das Netzhautbild *α β* eines Objektes *a b* in der Richtung von unten nach oben durchwandert, so bewegt sich demnach der äußere Fixierpunkt am Objekte selbst von oben nach unten. Durch die Verlegung des Drehpunktes in das Innere des Auges ist also die Umkehrung des Bildes ohne weiteres kompensiert; denn nach den vor dem Drehpunkt gelegenen Stellungen und Bewegungen der Fixierlinie fassen wir die Lageverhältnisse der Gegenstände auf, nicht nach den hinter ihm gelegenen oder nach dem Netzhautbilde, dessen Lage uns an und für sich ebenso unbekannt ist wie das Lageverhältnis des hypothetischen Bildes im Sehzentrum, von

[1] v. Monakow, Gehirnpathologie, S. 459.

dem wir nicht einmal wissen, ob es wirklich existiert. An sich ist es in der Tat viel wahrscheinlicher, daß an Stelle desselben vielmehr ein System von Erregungen anzunehmen ist, das den verschiedenen, gleichzeitig beim Sehen beteiligten sensorischen, motorischen und assoziativen Funktionen entspricht.

Diese Kompensation der Umkehrung des Netzhautbildes durch den monokularen Bewegungsmechanismus des Auges bildet nun offenbar die nächste Analogie für die im binokularen Sehen stattfindende Orientierung des rechten und linken Netzhautbildes zueinander. Denn auch hier wird sich der Bewegungsmechanismus nicht erst nachträglich dem Verhältnis der hypothetischen Bilder im Sehzentrum angepaßt haben, sondern von Anfang an bei der Orientierung im gemeinsamen Sehfelde bestimmend gewesen sein. Für das Sehorgan mit seitlich gestellten Augen besteht aber der wesentliche Charakter des Gesichtsfeldes darin, daß es sich aus zwei ganz von einander verschiedenen Hälften zusammensetzt, die sich bei der idealen Form eines solchen Organs genau in der Mitte berühren. Ein Sehen dieser Art kann man mit RAMON, im Gegensatze zum stereoskopischen, passend ein »panoramisches Sehen« nennen: es beherrscht einen weiten Umkreis, aber es vermittelt nur ein flächenhaftes Bild, keine unmittelbare Tiefenvorstellung. Die richtige Orientierung der beiden Hälften dieses panoramischen Bildes kann ferner nur darauf beruhen, daß ein kontinuierlich aus der einen in die andere Hälfte des Gesichtsfeldes übertretender Gegenstand in seiner Bewegung keine Diskontinuität bietet; und diese Bedingung ist wiederum dann erfüllt, wenn gleich gelegene Augenmuskeln bei der Fortsetzung der Bewegung symmetrisch innerviert werden. Ist das Objekt von der Blicklinie des rechten Auges in Fig. 97 von a bis b verfolgt worden, so muß sich also nun von b bis c die Innervation der Blicklinie des linken Auges kontinuierlich anschließen, d. h. es muß der Innervation des rechten Rectus internus, dessen Zugrichtung durch die unterbrochene Linie i_1 angedeutet ist, die des linken Rectus internus i_2 derart zugeordnet sein, daß sie unmittelbar dieselbe ablöst, um dann in die Innervation des linken Externus e_2 überzugehen. Nun fehlt es zwar an jedem Anlaß, im Sehzentrum irgendwie eine Bildentwerfung, die der auf der Netzhaut auch nur entfernt ähnlich wäre, anzunehmen. Dagegen ist es nicht unwahrscheinlich, daß die Auslösungseinrichtungen für die Übertragungen sensorischer in motorische Impulse hier in einer gewissen Symmetrie angeordnet sind, derart also, daß, wenn z. B. in der rechten Sehrinde die Auslösungen auf den Rectus externus von einer bestimmten Stelle e' ausgehen, sie in der linken von einer ihr funktionell zugeordneten, der Medianebene symmetrischen e'' ausgehen müssen. Denken wir uns als Ausgangspunkt einer solchen Entwicklung einen Zustand, wie er z. B.

in den Sehorganen vieler Wirbellosen verwirklicht sein dürfte, wo die Augen beider Seiten überhaupt in keiner funktionellen Beziehung stehen, so werden voraussichtlich in jedem Sehganglion jene Auslösungsapparate, wie alle andern zentralen Elemente, symmetrisch zur Medianebene angeordnet sein: was auf der einen Körperseite am weitesten nach rechts liegt, wird dies auch auf der linken sein und vice versa. Sobald aber ein Zusammenwirken beider Augen zu einem panoramischen Sehen der oben gedachten Art eintritt, so würde eine solche symmetrische Anordnung die regelmäßige, den Objekten adäquate Abfolge der Bewegungen beider Augen unmöglich machen. Wie die hypothetischen Auslösungsapparate im Sehzentrum angeordnet sind, ist uns nun, abgesehen von jener wahrscheinlichen Symmetrie in bezug auf die Medianebene, unbekannt; es ist aber auch für die vorliegende Frage gleichgültig. Nehmen wir der Einfachheit wegen an, die Auslösungspunkte für die Interni seien nach innen, die für die Externi nach außen gelegen, so wird bei der fixierenden Verfolgung des Gegenstandes von a nach c zuerst der Externus e_1 von einem zentralen Punkt e' innerviert werden, und von ihm aus wird zuerst bei eintretender Aktion des Internus i_1 die zentrale Innervation von e' nach i' übergehen, um sich dann beim Eintritt des Objektes in das Gesichtsfeld des linken Auges kontinuierlich von i'' gegen e'' zu bewegen, während sich die äußere Muskelaktion in der Richtung von i_2 zu e_2 verschiebt. Existierte keine Kreuzung, so würde dagegen der einer nasal gelegenen Netzhautstelle entsprechende zentrale Auslösungspunkt jederseits nach innen, der einer temporal gelegenen entsprechende nach außen liegen, die Ordnung der Punkte würde also nun von rechts nach links i' e' e'' i'', d. h. die Innervation würde zuerst rechts von innen nach außen wandern, um dann, auf das linke Sehzentrum überspringend, plötzlich sich von außen nach innen, also in entgegengesetztem Sinne zu bewegen. Die die Bewegung beherrschende Ordnung bestimmt aber natürlich auch die Lokalisation des ruhenden Sehorgans: b c wird also als unmittelbare Fortsetzung von a b gesehen. Doch geschieht dies nicht deshalb, weil dies die Ordnung ist, in der im Gehirn Bilder der einzelnen Punkte entworfen werden, sondern weil in dieser Ordnung die bei jeder räumlichen Wahrnehmung zusammenwirkenden sensorischen und motorischen Funktionen einander entsprechen. Die totale Kreuzung des panoramisch funktionierenden Sehorgans ist daher auch mutmaßlich nicht erst von sensorischen auf motorische Gebiete nachträglich übergegangen, sondern sie ist von vornherein als eine beide Gebiete umfassende, ihr Zusammenwirken vermittelnde Einrichtung anzusehen.

Erst unter dieser Voraussetzung einer das ganze sensumotorische System umfassenden Organisation wird nun auch der sichtliche Zusammen-

hang begreiflich, in welchem der Übergang der totalen in die partielle Optikuskreuzung zu dem des panoramischen in das stereoskopische Sehen steht. Sobald nämlich die beiden Augen derart nach vorn gerichtet sind, daß ein Teil ihrer Sehfelder zu einem die gleichen Objekte umfassenden gemeinsamen Gesichtsfeld wird, so tritt der wesentliche Unterschied gegen das panoramische Sehen ein, daß die Synergie ihrer Bewegungen, soweit sie von den in der Nähe befindlichen Objekten dieses gemeinsamen Gesichtsfeldes beherrscht wird, nicht mehr eine lateral symmetrische ist, bei der auf beiden Seiten rechts und rechts, links und links einander entsprechen, sondern daß sie in eine median symmetrische übergeht, bei der Punkte, die beiderseits gleich weit von der Medianebene abliegen, einander homolog sind. Auf die Synergie der Augenbewegungen übertragen bedeutet dies, daß diese beim panoramischen Sehen in der Parallelbewegung, beim stereoskopischen in der Konvergenzbewegung der Gesichtslinien besteht. Aus der Vergleichung der Fig. 99 mit der Fig. 97 erhellt ohne weiteres dieses Verhältnis. In der Fig. 97, die den Grenzfall repräsentiert, wo die beiden Sehfelder der seitlich gestellten Augen unmittelbar ineinander übergehen, ist der Punkt *b* ihrer Berührung der einzige gemeinsam gesehene Punkt. Gibt man hier dem Objekt die in Fig. 99 gezeichnete Tiefenrichtung, so bleibt nur dieser eine Punkt des Objekts für beide Augen sichtbar. Anders bei dem Sehorgan mit gemeinsamem Gesichtsfeld (Fig. 99). Hier bleibt bei der Tiefenlage des Objektes dieses für beide Augen vollständig sichtbar, indem die Bilder α γ in jedem der ihm zugekehrten Seite des nach der Tiefe ausgedehnten Gegenstandes entsprechen. Damit sind nun aber auch die Bedingungen für die das Objekt fixierend durchlaufenden Augenbewegungen andere geworden. Diese Bewegungen lösen sich nicht mehr, wie im vorigen Fall, sukzessiv ab, indem das linke Auge die Bewegung

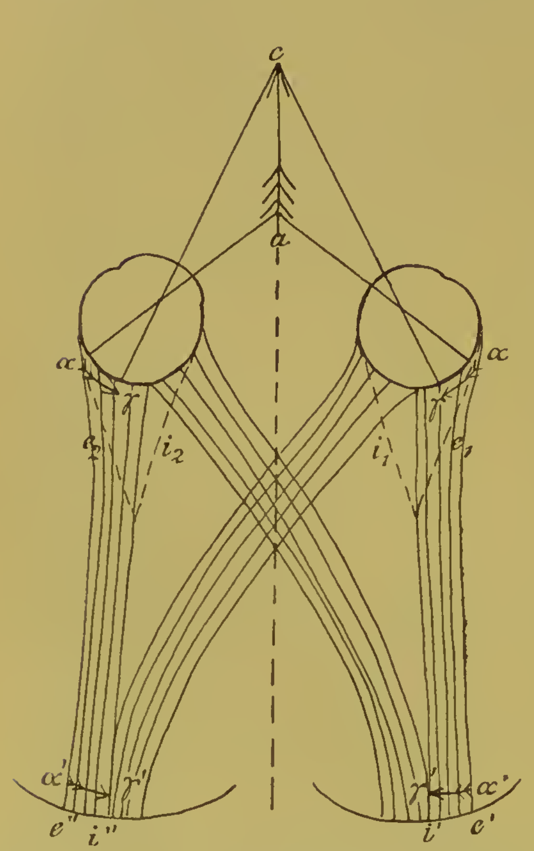


Fig. 99. Schema des binokularen Sehaktes beim Menschen und bei den Tieren mit gemeinsamem Gesichtsfeld.

da aufnimmt, wo das rechte bei seiner Grenze angelangt ist, sondern die Bewegungen sind simultane geworden: rechtes und linkes Auge durchwandern gleichzeitig den Gegenstand von *a* nach *c* und zurück von *c* nach *a*, und bei diesen Bewegungen sind nicht mehr die zum äußeren Raum, sondern die zur Medianebene des Körpers und demnach auch zu jedem einzelnen Auge symmetrisch gelagerten Muskeln einander zugeordnet: Internus und Internus, Externus und Externus. Damit haben sich die Bedingungen für die zentralen Auslösungen der Bewegungen durch die Lichtreize ebenfalls umgekehrt. Je weiter ein Netzhautpunkt in jedem Auge nach einwärts gegen die Medianebene liegt, um so weiter liegt der ihm entsprechende Punkt des dem gemeinsamen Gesichtsfeld angehörigen Objektes nach der Tiefe des Raumes entfernt: Reizung eines solchen Punktes in beiden Augen löst daher die Aktion der Interni bei i' und i'' aus und bewirkt Bewegung in der Richtung *c a* durch symmetrisch verstärkte Konvergenz. Wird umgekehrt beiderseits ein Netzhautpunkt gereizt, der sich nach innen der Grenze des Sehfeldes nähert, so durchwandert das binokulare Sehorgan das Objekt in symmetrisch sich vermindernder Konvergenz: es wird die synergische Aktion der beiden Externi bei e' und e'' ausgelöst. Sofern wir demnach voraussetzen, in den Zentralorganen seien die Elemente median symmetrisch angeordnet, so wird auch den Forderungen der Konvergenzsymmetrie dann entsprochen sein, wenn die Auslösungsmechanismen der Bewegungsimpulse durch Lichtreize im Sehzentrum der nämlichen Seite die gleiche median symmetrische Anordnung besitzen. Da ferne Punkte im Raum den am weitesten nasal, nahe Punkte den temporal gelegenen Punkten des Netzhautbildes entsprechen, so wird also die Anordnung der Auslösungsmechanismen dann der median symmetrischen Lage der Hirnteile konform sein, wenn die Musculi interni auch im Gehirn nach innen, näher der Medianebene, die Musculi externi dagegen nach außen repräsentiert sind. Trifft dies zu, dann ist aber die dioptrisch entstandene Umkehrung des Bildes gerade die für die Bedürfnisse des Konvergenzmechanismus und des stereoskopischen Sehens adäquate, und es ist daher lediglich eine Forderung der Anpassung der Sehorgane an die Bedürfnisse des Sehens, daß für das ganze Gebiet des gemeinsamen, dem stereoskopischen Sehen dienenden Gesichtsfeldes die Optikusbahnen nicht gekreuzt sind. Auch beim Menschen und bei den über ein gemeinsames Gesichtsfeld verfügenden Tieren hat übrigens jedes Auge daneben noch sein besonderes, durch die inneren Teile der Netzhaut repräsentiertes Sehfeld, wo nun selbstverständlich die Verhältnisse des panoramischen Sehens und die ihnen entsprechenden Gesetze der Augenbewegungen Platz greifen. Hier ist dann aber auch die für die lateral symmetrischen Funktionen der beiden Seh-

organe notwendige Kreuzung der Optikusbahnen und mit diesen die ihrer zentromotorischen Auslösungen in derselben Weise wie nach dem Schema der Fig. 97 verwirklicht. In diesem Sinne ist daher die partielle Kreuzung der Optikusbahnen ein treuer Ausdruck der Verhältnisse, die sich einerseits aus dem Zusammenwirken beider Augen im stereoskopischen Sehen, anderseits aus der Koordination ihrer unabhängigen Funktionen ergeben. Zugleich wird man annehmen dürfen, daß die im Chiasma erfolgende Kreuzung diese funktionelle Bedeutung ebensowohl für die Endigungen der Optikusbahnen im Mittelhirngebiet wie für die den obigen Betrachtungen zunächst zugrunde gelegten in der Sehrinde besitzt, da nach dem in Fig. 78 (S. 234) dargestellten Schema der Sehnervenleitung gerade hinsichtlich der sensumotorischen Beziehungen diese Zentren übereinstimmen.

In keinem der zahlreichen andern Fälle jener vom Rückenmark an fortwährend sich wiederholenden Kreuzungen von Leitungsbahnen sind die funktionellen Beziehungen dieser Erscheinung so augenfällig wie bei der Optikuskreuzung. Dennoch wird man daraus noch nicht schließen dürfen, alle andern seien erst Wirkungen der Optikuskreuzung. Vielmehr wird die gleiche Synergie, die auch für die andern übrigen Sinnes- und Bewegungsorgane und namentlich für die Beziehungen zwischen Sinneserregungen und motorischen Reaktionen besteht, überall selbständig analoge Wirkungen herbeiführen können, die sich dann allerdings wieder wechselseitig unterstützen mögen. Auf diese relative Unabhängigkeit weist schon die Tatsache hin, daß bei den niederen Wirbeltieren, wo die Optikuskreuzung eine totale ist, andere Kreuzungen, wie z. B. die der motorischen Bahnen der Skelettmuskeln, weit unvollständiger sind als beim Menschen. Auch bleibt offenbar bei allen Wirbeltieren bis herauf zum Menschen das Rückenmark dasjenige Zentralgebiet, in welchem die Leitungsbahnen am meisten die gleichseitige Lage bewahren, wogegen schon in der Medulla oblongata die große Zahl motorischer Funktionen von bilateral symmetrischem Charakter, die hier ihre Zentren besitzen, wie die der Atmungs-, Kau-, Schluck- und mimischen Bewegungen, eine große Zahl partieller Kreuzungen mit sich führen. Ebenso finden sich solche im Olfactorius- und Acusticusgebiet, wo sie wahrscheinlich wiederum mit motorischen Synergien zusammenhängen.

Innerhalb derjenigen Großhirngebiete, die als Herde komplexerer Funktionen Assoziationsbahnen aus verschiedenen Sinnes- und Bewegungszentren aufnehmen, hat sich endlich noch ein vermutlich mit den Kreuzungen nahe zusammenhängendes Verhältnis ausgebildet, darin bestehend, daß bestimmte Zentren zwar in beiden Hirnhälften angelegt sind, aber in der einen zur vorwiegenden Ausbildung gelangen. Dies gilt speziell für das im nächsten Kapitel zu erörternde »Sprachzentrum«, welches in der

Mehrzahl der Fälle seinen Hauptsitz in gewissen Frontal- und Temporalgebieten der linken Hirnhälfte hat. Da auf dieser linken Seite wegen der Kreuzungen der motorischen Bahnen die Zentren für die motorischen Innervationen der rechten Körperseite ihren Sitz haben, so ist zu vermuten, daß jene Tatsache mit der vorwaltenden Ausbildung der rechtsseitigen Muskulatur und namentlich mit der »Rechtshändigkeit« der meisten Menschen zusammenhängt, einer Erscheinung, die ihrerseits wieder teils auf der die Bevorzugung der einen Seite mit sich führenden Natur der menschlichen Bewegungen, teils auf der asymmetrischen Lage anderer Körperteile, namentlich des Herzens, beruhen dürfte.

In der Lehre von den Leitungsbahnen hat bis in die Gegenwart der mit der strengen Lokalisationstheorie zusammenhängende Gedanke, daß jedes Körperorgan irgendwie in der Hirnrinde seine Vertretung finden müsse, den andern, mindestens ebenso berechtigten, daß alle Teile des Gehirns und ganz besonders auch der Hirnrinde darauf angelegt seien, verschiedene Leitungsbahnen miteinander in Verbindung zu bringen, wohl allzusehr in den Hintergrund gedrängt. Die strenge Lokalisationstheorie, wie sie von H. Munk und von andern Physiologen und Pathologen verteidigt wird, nimmt demzufolge an, die Oberfläche des Großhirns bestehe aus einer Anzahl von Sinneszentren, die eigentlich nur Spiegelbilder der peripheren Sinnesflächen seien, so daß z. B. jedem Punkt der Retina auch ein Punkt der Sehrinde entspreche. Nebenbei werden dann allerdings aushilfsweise, wie wir oben (S. 250 ff.) gesehen haben, in unmittelbarer Nachbarschaft dieser direkten Sinneszentren besondere Vorstellungsgebiete angenommen, auf welche die Eindrücke aus jenen direkten Zentren irgendwie übergehen sollen, um die Entstehung von Erinnerungsvorstellungen begreiflich zu machen. Diese Auffassung bleibt im wesentlichen auch dann unverändert, wenn mit Flechsig und Ramon y Cajal besondere »Assoziationszentren« vorausgesetzt werden. Denn es scheint die Meinung zu bestehen, wenn auf diese Weise die verwickelteren Funktionen selbständigen Zentren zugeteilt seien, so bleibe damit den eigentlichen Sinneszentren um so mehr ihr Charakter als unmittelbarer Spiegelungen der Körperperipherie gewahrt. Nun liegt aber, abgesehen von der komplexen Natur der Störungen nach Rindenläsionen, eigentlich schon in dem von Meynert aufgestellten Prinzip der mehrfachen Vertretung die Widerlegung dieser Auffassung, bei der die viel wichtigere Seite der zentralen Organisation, daß in den Zentren die in der Peripherie vielfach getrennten Komponenten der Funktionen zu einheitlichen Resultanten verbunden werden, zu kurz kommt. Mit Recht hat Goltz von frühe an diese Vorstellungsweise, bei der der eigentliche Charakter der zentralen Funktionen verloren geht, lebhaft bekämpft. Nur freilich sind er und seine Schüler offenbar zu weit gegangen, wenn sie eine Lokalisation der zentralen Funktionen auch in dem Sinne leugneten, in welchem eine solche eben doch zugleich darin eingeschlossen liegt, daß die Zentralisation niemals eine allseitige sein kann, sondern zunächst immer nur gewisse Komponenten zusammenfaßt. Innerhalb dieser Grenzen tritt die Verfolgung der Leitungsbahnen zweifellos für eine gewisse Lokalisation ein, freilich auch nicht minder, ebenso wie im Grunde schon die

Struktur der Großhirnrinde, für die überall stattfindende Verbindung der Funktionen. Im Hinblick auf diese Verhältnisse kann man wohl sagen, daß die neuere Gehirnanatomie, abgesehen von allen manchmal in ihrer Deutung zweifelhaften funktionellen Störungen, eine überwiegende Zahl von Belegen beigebracht hat, um die alte Vorstellung von der Hirnrinde, wonach diese ein Spiegelbild der sämtlichen peripheren Organe sei, das höchstens durch einige für höhere psychische Bedürfnisse reservierte Spezialgebiete ergänzt werde, völlig unmöglich zu machen.

Schwieriger als die Frage nach den eigentlichen Kreuzungen der Leitungsbahnen ist die nach jenen einseitigen Funktionsvertretungen zu beantworten, wie sie speziell für die an der Sprache beteiligten Funktionen nachgewiesen sind. Denn hier handelt es sich, wie es scheint, um eine an sich symmetrische Funktionsanlage auf beiden Seiten, bei der aber eine einseitig eingetretene Übung der einen Hirnhälfte das Übergewicht verschafft hat. Es liegt nahe, diese verschiedene Ausbildung mit der Rechtshändigkeit der meisten Menschen in Beziehung zu bringen. Auch sind dem entsprechend in mehreren Fällen bei linkshändigen Menschen Sprachstörungen infolge von apoplektischen Ergüssen in die rechte Hirnhälfte beobachtet worden[1]. Nun scheint, sobald überhaupt eine einseitige Ausbildung eintrat, der Zusammenhang mit der Rechtshändigkeit um so verständlicher zu sein, da bei dem rechtshändigen Kulturmenschen das Schreiben ein Funktion der rechten Hand ist, und da bei den mannigfachen Assoziationen, welche die verschiedenen Sprachfunktionen miteinander verknüpfen, schon die einseitige Ausbildung dieser einen unter ihnen die entsprechenden Lokalisationen auch der andern mit sich führen konnte. Da aber der Mensch in der Regel mit der rechten Hand schreibt und überhaupt in der mechanischen Beherrschung der rechten mehr geübt ist, so führt dies wegen der Kreuzung der motorischen Leitungsbahnen eine stärkere Übung der linken Hirnhälfte mit sich, an der nun eben auch die Übung des Sprachzentrums teilnimmt, während die oft beobachtete Restitution der Sprachfunktionen, ohne daß die zentrale Läsion gehoben wurde, neben den sonst möglichen Stellvertretungen speziell auf ein Eintreten der rechten für die linke Hirnhälfte bezogen werden könnte, ähnlich wie ja auch bei den äußeren Organen ein rechtsseitig gelähmter Mensch die linke Hand auf die bis dahin von der rechten ausgeführten Arbeiten, z. B. auf das Schreiben, einüben kann, eine Umgewöhnung, an der natürlich die entsprechenden zentralen Einübungen teilnehmen müssen. Es erhebt sich dann nur noch die Frage, warum denn überhaupt die Bevorzugung der rechten Körperseite eingetreten ist. Hierbei wird nun zu erwägen sein, daß die meisten mechanischen Leistungen, in einem gewissen Grade schon das Gehen, eine stärkere Aktion einer Körperseite begünstigen, und daß, sobald diese Bedingung gegeben war, für die Bevorzugung speziell der rechten Seite wohl die allgemeine Asymmetrie in der Lage der Ernährungsorgane der höheren Tiere maßgebend werden mußte. Die einzelnen asymmetrischen Lagerungsverhältnisse sind hier bekanntlich wieder eng untereinander verbunden. Die rechtsseitige Lage der Leber führt es mit sich, daß die großen Behälter des venösen Blutes ebenfalls rechts liegen, wodurch dann dem Arteriensystem die

[1] Ogle, Medico-chirurgical transactions, Vol. 54, 1871, p. 279.

Lage auf der Linken zufällt. In den seltenen Fällen, wo eine entgegengesetzte Lagerung eintritt (beim sogenannten situs transversus viscerum), kehrt darum meist das Lageverhältnis aller asymmetrischen Organe sich um. Die Zentralorgane des Kreislaufs sind es nun, die vorzugsweise des Schutzes bedürfen, daher die meisten Säugetiere im Kampf mit ihren Feinden vorzugsweise die rechte Seite nach vorn kehren, eine Gewohnheit, die auf die kräftigere Entwicklung der rechtsseitigen Muskeln begünstigend zurückwirken mußte. Beim Menschen macht dann aber wohl die aufrechte Stellung die Zentralorgane des Kreislaufs des Schutzes vorzugsweise bedürftig und erleichtert gleichzeitig die Gewährung desselben. Anderseits ist es wahrscheinlich, daß die linksseitige Lagerung der Kreislaufsorgane die Ausbildung der gleichseitigen Gehirnteile begünstigt hat[1]. Da nun der entwickelteren Körperhälfte die entwickeltere Hirnhälfte entsprechen muß, so wird es im allgemeinen begreiflich, daß die peripheren Bahnen der rechten Seite vorzugsweiee auf der linken Seite des Zentralorgans, jene der linken auf der rechten vertreten sind. Dies vorausgesetzt würde dann möglicherweise die Kreuzung der Pyramidenbahnen beim Menschen und bei den Säugetieren selbst erst eine Folge dieser durch äußere Bedingungen verursachten asymmetrischen Übung der Körperorgane und ihrer zentralen Vertretungen sein.

Sechstes Kapitel.

Physiologische Funktion der Zentralteile.

1. Methoden der Funktionsanalyse.

Wäre uns der Verlauf und Zusammenhang aller nervösen Leitungsbahnen bekannt, so würde zur Einsicht in die physiologische Funktion der Zentralteile doch eine Bedingung noch fehlen: die Kenntnis des Einflusses, welchen die zentrale Substanz auf die Innervationsvorgänge ausübt. Dieser Einfluß läßt sich nur bestimmen, indem man die Funktion der Zentralteile direkt durch die Beobachtung zu ermitteln sucht.

[1] Die Stirnwindungen sollen sich nach Gratiolet links schneller ausbilden als rechts; am Hinterhaupte scheint das entgegengesetzte stattzufinden (Anatomie comparée du système nerveux, Vol. 2, p. 242). Ecker bezweifelt jedoch die von Gratiolet angegebenen Unterschiede (Archiv f. Anthropologie, Bd. 3, S. 215), und ebenso konnte W. Braune die Angabe Ogles, daß fast ausnahmslos die linke Hemisphäre schwerer als die rechte sei, nicht bestätigen. (Braune, Archiv f. Anatomie, 1891, S. 253.) Eine leicht zu bestätigende Tatsache ist es dagegen, daß bei allen Primaten die Furchen am Vorderhirn asymmetrischer angeordnet sind als am Occipitalteil. Auch besitzen nach Broca die linken Frontalwindungen in der Regel eine verwickeltere Beschaffenheit. Dem entsprechen die Beobachtungen Brocas und P. Berts über die Temperaturunterschiede der verschiedenen Kopfregionen beim Menschen, wonach die linke Stirnhälfte durchschnittlich wärmer als die rechte und der Stirnteil wärmer als der Occipitalteil des Kopfes sein soll. (P. Bert, Société de biologie, 19 Janv. 1879.)

Zwei Wege lassen sich nun einschlagen, um in die verwickelten Funktionen der Nervenzentren einen Einblick zu gewinnen: man kann entweder die Erscheinungen nach ihrer physiologischen Bedeutung ordnen; oder man kann, von der anatomischen Gliederung ausgehend, die gesonderte Funktion jedes einzelnen Zentralteils untersuchen. Es versteht sich von selbst, daß der erstere Weg der vorzüglichere sein würde, nicht bloß weil er den physiologischen Gesichtspunkt in den Vordergrund stellt, sondern weil es schon nach der Untersuchung der Leitungsbahnen zweifelhaft ist, ob jedem der Hauptteile, welche die Anatomie unterscheiden läßt, auch ein abgegrenztes Funktionsgebiet entspricht. Aber bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse ist jener physiologische Gesichtspunkt nur sehr unvollständig durchzuführen. Nur bei den zwei niedrigsten Zentralorganen, dem Rückenmark und verlängerten Mark, ist er einigermaßen anwendbar, indem sich hier die sämtlichen Erscheinungen auf zwei physiologische Grundfunktionen zurückführen lassen, auf reflektorische und auf automatische Erregungen, wobei die letzteren oft unmittelbar aus nutritiven Einflüssen, die vom Blute ausgehen, abzuleiten sind. Nun ist es zwar kaum zu bezweifeln, daß aus den nämlichen Grundfunktionen auch die physiologischen Leistungen der höheren Zentralteile hervorgehen; zugleich ist aber hier der Zusammenhang der Erscheinungen ein so verwickelter und die Deutung häufig so unsicher, daß es bis jetzt noch geboten scheint, jedes einzelne Zentralgebiet für sich in bezug auf seine physiologischen Eigenschaften zu prüfen. Demnach wollen wir zunächst eine allgemeine Betrachtung der reflektorischen und der automatischen Erscheinungen voranstellen, wobei zugleich die Funktionen der niedrigeren Zentralgebiete vollständig erörtert werden können; hieran soll dann die Untersuchung des Gehirns und seiner Teile in der Reihenfolge von unten nach oben sich anschließen. Wir werden aber hier diejenigen Gebilde übergehen können, die, wie die Brücke, der Hirnschenkel, der Stabkranz, wesentlich nur der Leitung der Innervationsvorgänge bestimmt sind, und darum schon im vorigen Kapitel ihre Erledigung fanden.

Die Methoden, die bei der funktionellen Prüfung der Zentralorgane zur Anwendung kommen, fallen nun im allgemeinen mit den bei der Erforschung der Leitungsbahnen befolgten zusammen, nur daß die anatomische Untersuchung, die bei dieser im Vordergrund steht, dort, wo es sich um die Leistungen der Teile handelt, selbstverständlich bloß eine Nebenrolle spielen kann. Dagegen sind der physiologische Versuch und die pathologische Beobachtung gleichzeitig zu Rate zu ziehen, und bei beiden kann es sich wieder um Reizungs- oder um Ausfallssymptome handeln. Hier bringen es dann die näheren Bedingungen der Erscheinungen mit sich, daß bei dem allgemeinen Studium der Reflexe und der

automatischen Erregungen vorzugsweise Reizversuche benutzt werden, während sich die funktionelle Analyse der einzelnen Hirnteile fast allein auf die Ausfallssymptome stützen muß.

2. Reflexfunktionen.

a. Rückenmarksreflexe.

Die einfachste Form zentraler Funktion ist die Reflexbewegung. Sie ist der einfachen Leitung der Reizungsvorgänge noch am meisten verwandt. Insofern er eine besondere Form der Leitung ist, haben wir den Reflexvorgang im vorigen Kapitel besprochen. Aber schon bei ihm kommt der Einfluß der zentralen Substanz in mehrfacher Weise zur Geltung. Zunächst werden die Reflexe nicht wie die Reizungsvorgänge in den Nervenfasern nach beiden Seiten, sondern nur in der einen Richtung von der sensorischen nach der motorischen Bahn hin geleitet, eine Tatsache, die, wie früher ausgeführt wurde, sehr wahrscheinlich mit der doppelten Ursprungsform der Nervenfortsätze in den motorischen Zellen zusammenhängt[1]. Sodann machen sich bei den Reflexen in ihrer Abhängigkeit von den Reizen, durch die sie ausgelöst werden, deutlich die eigentümlichen Erregbarkeitsverhältnisse der grauen Substanz geltend. Schwache und kurz dauernde Reize rufen meistens keine Reflexbewegungen hervor; sobald diese aber eintreten, können sie die durch den gleichen Reiz bewirkte direkte Muskelzuckung an Stärke und Dauer weit übertreffen. Endlich spricht sich die zentrale Natur dieser Vorgänge in der Abhängigkeit aus, in der sich die Reflexzentren von andern zentralen Gebieten, mit denen sie in Verbindung stehen, befinden. So beobachtet man, daß durch Wegnahme des Gehirns die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks gesteigert wird. Von den höheren Zentralorganen scheinen also fortwährend hemmende Wirkungen auszugehen, welche die Reizbarkeit der tiefer gelegenen Reflexzentren vermindern. Eine noch stärkere Hemmung erfahren meist die Reflexzentren, wenn andere sensorische Zentralteile, mit denen sie zusammenhängen, gleichzeitig gereizt werden. Der durch Erregung einer sensibeln Rückenmarkswurzel oder ihrer peripheren Ausbreitung ausgelöste Reflex wird also z. B. gehemmt, wenn man gleichzeitig die Hinterstränge des Rückenmarks, die Vier- und Sehhügel, oder eine andere sensible Wurzel, oder endlich auch periphere Organe reizt, in denen Empfindungsnerven sich ausbreiten. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß der Einfluß der Großhirnhemisphären dem gleichen Gebiet von Erscheinungen zugehört, indem auch er wahrscheinlich von

[1] Siehe oben S. 71, 138.

den Endigungen der sensorischen Leitungsbahnen in der Hirnrinde ausgeht. In der Tat werden besonders intensive Hemmungen der Reflexe bei Säugetieren dann beobachtet, wenn direkt auf die zentrosensorischen Gebiete der Hirnrinde Reize einwirken[1]. Hiernach dürfte der Mechanismus der Reflexhemmung überall ein übereinstimmender sein: Reflexe werden gehemmt, wenn die sensorischen Zellen, die ihre Erregung auf motorische übertragen sollen, gleichzeitig von andern sensorischen Gebieten her in einer gewissen Stärke erregt werden. Doch ist diese Hemmungswirkung an die Bedingung gebunden, daß die Gebiete, deren Reizungen interferieren, räumlich hinreichend von einander entfernt sind. Werden benachbarte empfindende Teile oder ihnen entsprechende Nervenbahnen gereizt, so nähert sich der Erfolg dem einer Summation der Reizungen der gleichen sensorischen Teile: es tritt also nun umgekehrt Verstärkung der Erregungen durch ihre Interferenz ein. Endlich können auch noch die Reflexerregungen durch die in ihre eigene Bahn eingeschalteten zentralen Elemente Hemmungen erfahren. In diesem Sinne ist es wohl zu deuten, daß Reize, welche die Hautausbreitungen der sensibeln Nerven treffen, wirksamer sind als solche auf die Nervenstämme, und daß dagegen die Nervenwurzeln nach ihrem Durchtritt durch das Spinalganglion wieder reizbarer werden. Danach muß man annehmen, daß einerseits die im Sinnesorgan stattfindende Faserzersplitterung die Reizbarkeit erhöht, während umgekehrt die in der Spinalganglienzelle anlangende Erregung hier wieder eine gewisse Hemmung erfährt, ein Verhältnis, durch welches bewirkt wird, daß der Nervenstamm ein relatives Minimum von Reflexerregbarkeit besitzt[2]. Auch für die Erklärung dieser Verhältnisse bieten wohl die für die Wechselbeziehungen erregender und hemmender Wirkungen geltenden Prinzipien der Nervenmechanik sowie die ihnen wahrscheinlich parallel gehenden morphologischen Differenzierungen der zentralen Elemente die allgemeinen Gesichtspunkte dar[3].

Zahlreiche Erscheinungen zeigen ferner, ebenfalls in Übereinstimmung mit den allgemeinen Prinzipien der Nervenwirkung, daß die einzelne auf einen sensibeln Reiz auftretende Reflexerregung keineswegs ein Vorgang ist, der einen Zustand absoluter Nichterregung in den Nervenelementen unterbricht, sondern daß das, was wir als »Ruhe« bezeichnen, selbst schon in einem meist wohl um eine gewisse Gleichgewichtslage oszillierenden Zustande besteht, in welchem erregende und hemmende Kräfte derart gegeneinander abgeglichen sind, daß im allgemeinen wohl ein geringes Übergewicht dauernder Erregung vorhanden ist, das sich aber unter

---

[1] H. E. Hering und Sherrington, Pflügers Archiv, Bd. 68, 1897, S. 222.
[2] Vgl. oben S. 126.
[3] Vgl. oben Kap. III, S. 117, 133 ff.

besonderen Bedingungen, namentlich unter dem Einfluß antagonistischer Wirkungen, in ein solches dauernder Hemmung umwandeln kann. Auf diese Weise erhebt sich der einzelne vorübergehende Reflexvorgang über einem Reflextonus, dessen Wirkungen sichtbar werden, sobald die sensibeln Bahnen, in denen die reflexerregende Dauerinnervation geleitet wird, unterbrochen werden. So stellen sich bei Tieren infolge von Durchschneidung der sensibeln Wurzeln einer Extremität lähmungsartige, atonische Zustände ein, die aber weder den Einfluß von Willensimpulsen auf die atonischen Muskeln noch die Mitbewegungen derselben hindern[1]. Auf die Größe und Verteilung solcher tonischer Reflexerregungen scheinen dann zugleich die mannigfachen Bedingungen von regulatorischem Einflusse zu sein, unter denen sich die Organe infolge ihrer Funktion befinden. Demnach können die Reflexreize, die vorübergehende Reflexbewegungen auslösen, je nach dem Zustand des vorausgehenden Tonus und der verschiedenen Verteilung erregender und hemmender Kräfte ganz abweichende Erfolge haben: so beobachtete SHERRINGTON bei Tieren, denen das Rückenmark im Halsteil durchschnitten war, Streckreflexe, wenn sich das Bein in der Flexionsstellung befand, und dagegen Beugereflexe, wenn es gestreckt war. Aus diesem Einfluß variabler Verhältnisse der tonischen Dauererregungen auf die einzelnen Reflexbewegungen erklärt es sich dann wohl auch, daß das oben (S. 209) erörterte Gesetz der Ausbreitung der Reflexe mit wachsender Reizstärke Abweichungen darbieten kann, indem sich eben mit den allgemeinen und relativ konstanten Bedingungen der Reflexleitung solche aus der wechselseitigen Regulation der Empfindungen und Bewegungen entspringende variablere Einflüsse verbinden[2].

b. Oblongata- und Mittelhirnreflexe.

Von verwickelterer Beschaffenheit als die Rückenmarksreflexe sind im allgemeinen diejenigen, die dem verlängerten Mark angehören. Namentlich ist dieses Organ der Sitz einer Anzahl zusammengesetzter Reflexe, denen bei verschiedenen physiologischen Funktionen eine wichtige Rolle zukommt. Hierher gehören die Bewegungen des Ein- und Ausatmens sowie einige mit ihnen nahe zusammenhängende Vorgänge, wie das Husten, Niesen, Erbrechen, ferner die Muskelwirkungen beim Schluckakte, die mimischen Bewegungen, die Herzbewegungen und die Gefäßinnervation. Viele dieser Reflexe stehen in naher Wechselbeziehung, worauf schon der Umstand hinweist, daß ihre peripheren Bahnen vielfach in den nämlichen Nervenstämmen verlaufen. Einzelne der genannten Vor-

[1] MOTT and SHERRINGTON, Proc. of the Roy. Soc., Vol. 57, 1895, p. 481. CH. BASTIAN, ebend. Vol. 58, p. 89.
[2] SHERRINGTON, THOMPSON YATES Labor. Report. Vol. 1, p. 45, 175.

gänge, wie die Atmungs- und Herzbewegungen, erfolgen, da sie gleichzeitig von andern Ursachen abhängen, auch dann noch, wenn die Reflexbahnen unterbrochen sind; die Vorgänge unterliegen daher in diesem Fall nur dem mitbestimmenden Einflusse des Reflexes. Andere, wie die Schluckbewegungen, scheinen reine Reflexe zu sein, indem sie durch Unterbrechung der sensibeln Leitung zu dem Reflexzentrum aufgehoben werden, auch wenn die motorische Leitung zu den Muskeln, die der betreffenden Bewegung vorstehen, unversehrt geblieben ist. Alle diese Reflexe unterscheiden sich aber von denen des Rückenmarks dadurch, daß die sensibeln Reize in der Regel sogleich auf eine größere Zahl motorischer Bahnen übergehen. Viele sind von vornherein bilateral, breiten sich nicht erst bei starken Reizen auf die andere Seite aus. So sind an den Atembewegungen, welche durch Erregung der Lungenausbreitung des zehnten Hirnnerven ausgelöst werden, motorische Wurzeln beteiligt, die beiderseits aus der medulla oblongata sowie aus dem Hals- und Brustteil des Rückenmarks entspringen. Zugleich ist die Atembewegung das Beispiel eines Reflexes, der vermöge einer Art von Selbststeuerung den Grund zu einer fortwährenden rhythmischen Wiederholung in sich trägt. Während das Zusammensinken der Lunge bei der Exspiration reflektorisch die Inspiration in Wirkung versetzt, erregt umgekehrt die Aufblähung der Lunge bei der Inspiration die Exspirationsmuskeln. Ist der bei der Einatmung stattfindende Reflexantrieb der Exspiratoren zu schwach, um eine aktive Anstrengung derselben hervorzubringen, so hemmt er nur die antagonistischen Inspiratoren. Dies ist der Fall bei der gewöhnlichen ruhigen Atmung, bei der bloß die Inspiration, nicht die Exspiration mit aktiver Muskelanstrengung verbunden ist. Durch eine andere Weise der Selbstregulierung scheint bei den Schluckbewegungen die regelmäßige Aufeinanderfolge vermittelt zu sein. Der Akt des Schluckens besteht in Bewegungen des Gaumensegels, des Kehlkopfs, des Schlundes und der Speiseröhre, die, sobald ein Reiz auf die Schleimhaut des weichen Gaumens einwirkt, in regelmäßiger Zeitfolge sich aneinander reihen. Vielleicht wird in diesem Fall die Sukzession der Bewegungen dadurch bewirkt, daß die Reizung des weichen Gaumens zunächst nur die Bewegung der Gaumenmuskeln auslöst, worauf die letztere selbst wieder ein Reiz ist, der reflektorisch die Hebung des Kehlkopfes und die Kontraktion der Schlundmuskeln hervorbringt. So sind wahrscheinlich alle diese Reflexe des verlängerten Marks, deren nähere Schilderung übrigens in die Physiologie gehört, ausgezeichnet durch die Kombination von Bewegungen zur Erzielung bestimmter Effekte, wobei die Art der Kombination durch eine Selbstregulierung zustande kommt, die in der wechselseitigen Beziehung mehrerer Reflexmechanismen begründet liegt. Eine weitere bemerkenswerte Eigen-

schaft dieser Reflexe besteht darin, daß die motorische Bahn einer bestimmten Reflexbewegung zuweilen noch mit einer zweiten sensibeln Bahn in Verbindung steht, von der aus nun die nämliche Bewegung angeregt werden kann. Insbesondere von den Zentren der Atmung erstrecken sich solche sensorische Seitenbahnen, durch die das kombinierte Zusammenwirken der Respirationsmuskeln auch noch zu andern Zwecken als denen der Luftfüllung und Luftentleerung der Lunge nutzbar gemacht wird. Hierher gehört die Verbindung der sensibeln Nerven der Kehlkopf- und Luftröhrenschleimhaut (des obern und teilweise auch des untern Kehlkopfnerven) sowie der in der Nase sich ausbreitenden Zweige des fünften Hirnnerven mit dem Zentrum der Exspiration. Reizung jener sensibeln Gebiete bewirkt zuerst Hemmung der Einatmung und dann heftige Ausatmung. Der letzteren geht aber, weil die unten zu erwähnenden Einflüsse automatischer Erregung fortdauern, eine kräftige Inspiration als nächste Folge der entstandenen Hemmung voran. So sind demnach Husten und Niesen Exspirationsreflexe, die aber nicht von dem sensibeln Gebiet der Ausbreitung des Lungenvagus aus erregt werden, von dem der gewöhnliche Antrieb zur Exspiration ausgeht. Beide unterscheiden sich außerdem dadurch, daß die Reizung der Nasenäste des Trigeminus neben den Respirationsmuskeln zugleich den motorischen Angesichtsnerven, den Facialis, zum Reflex anregt. Hierdurch bildet dieser Reflex den unmittelbaren Übergang zu den mimischen Reflexen des Lachens, Weinens, Schluchzens usw., bei denen sich ebenfalls die Antlitz- mit den Respirationsmuskeln zu kombinierter Tätigkeit vereinigen[1]. Wie von dem Zentrum der Exspiration eine sensible Seitenbahn zur Schleimhaut der Luftwege geht, so führt endlich eine ähnliche vom Zentrum der Inspiration zur allgemeinen Körperbedeckung. Man erklärt sich auf diese Weise die Inspirationsbewegungen, welche starke Reizung, namentlich Kältereizung der Haut herbeiführt.

Aber im allgemeinen ist in der medulla oblongata nicht bloß eine bestimmte motorische Reflexbahn mit verschiedenen sensorischen Bahnen verknüpft, sondern es kann auch umgekehrt eine und dieselbe sensorische Bahn mit mehreren Reflexzentren in Verbindung treten, so daß bei ihrer Reizung verschiedenartige Bewegungsreflexe gleichzeitig entstehen. Hierher gehören schon die erwähnten mimischen Reflexe, bei denen sich Atmungs- mit Antlitzbewegungen kombinieren. Durch eine ähnliche Beziehung kommt teilweise die Wechselwirkung der Atmungs- und Herzbewegungen zustande. Zum Herzen gehen zweierlei Nervenbahnen, welche die Schlag-

[1] Diese sowie die übrigen mimischen Reflexe werden wegen ihrer vorwiegend psychologischen Bedeutung bei den Ausdrucksbewegungen (Abschnitt IV) erörtert.

folge desselben in entgegengesetzter Weise verändern: Beschleunigungsnerven, die die Frequenz der Herzschläge erhöhen, und Hemmungsnerven, die sie vermindern oder das Herz gänzlich zum Stillstande bringen. Beide können reflektorisch erregt werden; aber bestimmte sensible Bahnen stehen mit dem Zentrum der Beschleunigungsfasern, die sich in den Rückenmarksnerven für das letzte Hals- und erste Brustganglion des Sympathikus zum Herzen begeben, andere mit dem Zentrum der Hemmungsfasern, die vorzugsweise in den Herzästen des Vagus verlaufen, in nächster Verbindung. So bewirkt Reizung der meisten sensibeln Nerven, namentlich der Hautnerven, der Kehlkopfnerven, der Eingeweidenerven, Hemmung, Reizung der in die Muskeln tretenden sensibeln Fäden Beschleunigung des Herzschlags; die letztere Tatsache erklärt die gesteigerte Herzaktion, die allgemeine Muskelanstrengungen begleitet. Von ähnlich entgegengesetztem Einflusse sind die Bewegungen der Lunge: ihr Aufblähen beschleunigt, ihr Zusammensinken vermindert die Herzfrequenz. Deshalb sind die Atembewegungen regelmäßig von Schwankungen des Pulses begleitet, indem dessen Häufigkeit bei der Inspiration zu-, bei der Exspiration abnimmt. Infolge dieses Wechsels wird aber die Blutbewegung im ganzen durch verstärkte Atembewegungen beschleunigt. Eine ähnliche Wechselwirkung findet sich zwischen den Reflexbeziehungen der Herz- und Gefäßinnervation. Die Gefäße sind gleich dem Herzen von bewegenden und hemmenden Nerven beeinflußt, die beide reflektorisch erregt werden können. Die Reizung der meisten sensibeln Nerven löst den Bewegungsreflex aus, wirkt also auf jene Nervenfasern, die, da sie die kleinen arteriellen Blutgefäße verengen und so in den größeren Arterien Erhöhung des Blutdrucks hervorbringen, die pressorischen Fasern genannt werden; nur die der gereizten Hautstelle selbst zugehörigen Gefäße pflegen sich sogleich oder nach einer rasch vorübergehenden Verengerung zu erweitern und so die Hyperämie und Röte der gereizten Teile zu veranlassen. Aber einzelne sensible Gebiete gibt es, die umgekehrt mit den hemmenden oder depressorischen Fasern der Gefäße in direktem Reflexzusammenhang stehen, deren Reizung also ausgebreitete Erweiterung der kleineren Gefäße nach sich zieht. Hierher gehören namentlich gewisse Fasern des Vagus, die im Herzen selbst als dessen sensible Nerven sich ausbreiten, Fasern, die wahrscheinlich speziell dieser durch den Reflex vermittelten Wechselwirkung zwischen Herz- und Gefäßinnervation bestimmt sind. Die normale physiologische Reizung derselben muß nämlich bei gesteigerter Herzaktion eintreten. Eine solche bewirkt nun Erhöhung des Blutdrucks und stärkere Bluterfüllung des arteriellen Systems, Wirkungen, die nur kompensiert werden können durch eine Erweiterung der kleinen Arterien, welche dem Blute den Abfluß in die

Venen gestattet und damit gleichzeitig den arteriellen Blutdruck herabsetzt. So stehen alle diese Reflexe des verlängerten Marks in einer Wechselwirkung, vermöge deren sich die von jenem Zentralorgan abhängigen Funktionen gegenseitig regulieren und unterstützen. Ein heftiger Kältereiz auf die äußere Haut bewirkt reflektorisch Inspirationskrampf und Herzstillstand. Der Gefahr, die hierdurch dem Leben droht, wird aber gesteuert, indem die ausgedehnte Lunge reflektorisch Exspiration und Beschleunigung der Herzbewegungen erregt, während gleichzeitig die Reizung der Haut durch einen weiteren Reflex Verengerung der kleineren Arterien herbeiführt und so die allzuweit gehende Entleerung des still stehenden Herzens verhütet. Dabei haben in vielen dieser Fälle, ebenso wie zum Teil schon bei den vom Rückenmark ausgehenden Reflexen, diese zentralen Übertragungen lediglich eine regulatorische Bedeutung, insofern schon in den peripheren Organen direkte Innervationswirkungen, sei es durch besondere in ihnen vorhandene Ganglienzellen, sei es vermöge der exzitomotorischen Eigenschaften der Muskelfasern selbst, stattfinden, die dann nur durch das hinzutretende System der Rückenmarks- und Oblongatareflexe in erregendem oder hemmendem Sinne beeinflußt werden können[1].

Wahrscheinlich sind die Nervenkerne des verlängerten Marks samt den zwischen ihnen verlaufenden Zentralfasern als die hauptsächlichsten Reflexzentren dieses Organs zu betrachten. Die komplizierte Beschaffenheit seiner Reflexe scheint sich hinreichend aus den anatomischen Bedingungen jener Nervenkerne zu erklären. Indem dieselben im allgemeinen strenger voneinander isoliert sind, als die Ursprungszentren der Rückenmarksnerven, dafür aber bestimmte Kerne durch besondere Zentralfasern untereinander sowie mit Fortsetzungen der Rückenmarksstränge näher verknüpft werden, erklärt sich wohl die in sich abgeschlossenere, auf einzelne Zwecke gerichtete Natur der Oblongatareflexe. Da sich Rückenmarksfasern in größerer Zahl an diesen beteiligen, so ist es wahrscheinlich, daß sich jene Fasern zunächst in grauer Substanz sammeln und dann erst von ihr aus mit den ihnen zugeordneten Nervenkernen in Verbindung treten. So werden vermutlich die motorischen Respirationsfasern in einem besonderen Ganglienkern gesammelt, der mit dem Vaguskern in Verbindung steht. Manchen der zerstreuten grauen Massen in der retikulären Substanz dürfte eine solche Bedeutung zukommen. Dagegen ist es nicht wahrscheinlich, daß so komplizierte Bewegungen

[1] Vgl. speziell hinsichtlich der relativen Autonomie der Herzbewegungen TH. W. ENGELMANN, PFLÜGERS Archiv für Physiologie, Bd. 56, 1894, S. 149, hinsichtlich der autonomen Funktionen der in das Gebiet der Rückenmarksreflexe gehörenden Bewegungen GOLTZ und EWALD, ebend. Bd. 63, 1897, S. 362.

wie die Atem-, Schluck- und mimischen Bewegungen je einen einzigen Ganglienkern als ihnen eigentümliches Reflexzentrum besitzen. Abgesehen nämlich davon, daß derartige Zentren für komplizierte Reflexe nicht nachgewiesen werden konnten, widerstreitet die Natur jener Bewegungen selbst dieser Annahme. So müssen wir für die Atembewegungen augenscheinlich zwei Reflexzentren voraussetzen, eines für die In-, ein anderes für die Exspiration. Gewisse mimische Bewegungen, wie Lachen, Weinen, erklären sich viel anschaulicher, wenn man eine Reflexverbindung annimmt, die gewisse sensible Bahnen gleichzeitig mit den Respirationszentren und bestimmten Teilen des Facialiskernes verbindet, als wenn man ein besonderes Hilfsganglion statuiert, das die zusammengesetzten Bewegungen direkt zur Ausführung bringt. Ebenso sind die Schluckbewegungen, analog den Atembewegungen, aus dem Prinzip der Selbstregulierung abzuleiten, indem man voraussetzt, daß der erste Bewegungsakt des ganzen Vorganges zugleich den Reflexreiz für den nächsten, dieser für den weiter folgenden mit sich führt.

Unter den vier sogenannten spezifischen Sinnesreizen sind es hauptsächlich zwei, die von sensibeln Nerven aus Reflexe vermitteln: die Geschmackseindrücke und der Lichtreiz. Die ersteren stehen in Reflexbeziehung zu den Bewegungen des mimischen Ausdrucks, Reflexen, von denen einzelne sich, wie schon bemerkt, leicht mit Atmungsreflexen kombinieren, woraus auf eine nähere Verbindung der entsprechenden Reflexzentren geschlossen werden kann. Der Lichtreiz verursacht regelmäßig einen doppelten Reflex: erstens Schließung des Augenlids mit Richtung beider Augen nach innen und oben, und zweitens Verengerung der Pupille; beide Reflexe sind bilateral, doch ist bei schwächeren Erregungen die Bewegung auf der gereizten Seite die stärkere. Vom Hör- und Riechnerven werden Reflexe im Gebiet der zugehörigen äußeren Sinneswerkzeuge ausgelöst, zu denen sich bei stärkeren Reizen entsprechende Bewegungen des Kopfes hinzugesellen. Beim Menschen beschränken sich die nächsten Gehörsreflexe meistens auf die Kontraktionen des Trommelfellspanners, die wohl jede Schallreizung begleiten; reflektorische Bewegungen des äußern Ohrs sind dagegen bei vielen Tieren deutlich zu beobachten.

Die Fähigkeit, bei starkem Reiz oder gesteigerter Reizbarkeit ausgebreitetere Reflexe hervorzubringen, die über das Gebiet der engeren Reflexverbindung hinausgreifen, ist bei den Hirnnerven bestimmter ausgebildet als bei den Rückenmarksnerven. Beim Sehnerven verbindet sich der Reflex auf die den Augapfel bewegenden Muskeln bei gesteigerter Reizung mit den entsprechenden Muskeln der Kopfbewegung, der Facialisreflex auf den Schließmuskel des Auges kann von Mitbewegungen der übrigen mimischen Antlitzmuskeln begleitet sein. Eine größere Ausdehnung

können die von den Geschmacksnervenfasern ausgehenden Reflexe gewinnen, indem sie außer dem Antlitznerven leicht auch das Vaguszentrum ergreifen. Meist auf ihr ursprüngliches Reflexgebiet beschränkt bleibt die Reizung der sensibeln Respirationsnerven. Die stärkste Erregung der zentralen Stränge des Lungenvagus bewirkt neben dem Inspirationstetanus keine weiteren Reflexe. Erheblicher sind die Reflexverbindungen der exspiratorischen Fasern. Reizung der sensibeln Kehlkopfnerven, namentlich ihrer peripheren Enden, ergreift leicht auch die Muskeln des Antlitzes und der oberen Extremität. In die allseitigste Reflexbeziehung ist aber der mächtigste sensible Hirnnerv, der Trigeminus, gesetzt. Zunächst greift seine Reizung auf seine eigne, die Kaumuskeln versorgende motorische Wurzel, dann auf den Antlitznerven, die Respirationsnerven und endlich auf die gesamte Muskulatur des Körpers über. Dieses Verhalten erklärt sich leicht einerseits daraus, daß der Trigeminus unter allen Empfindungsnerven die größte sensible Fläche beherrscht, und daß daher auch seine Nervenkerne ein weites Gebiet einnehmen, das vielseitigen Verbindungen mit motorischen Ursprungszentren Angriffspunkte bietet; anderseits kommen die speziellen Lagerungsverhältnisse seiner Kerne in Rücksicht. Die oberen dieser Kerne sind nämlich über die eigentliche medulla oblongata hinauf in die Brücke verlegt, in jenes Gebilde also, in welchem die aufsteigenden Markstränge unter Interpolation grauer Substanz zu den verschiedenen Bündeln des Hirnschenkels sich ordnen. Verletzungen des verlängerten Marks und der Brücke in der Nähe der Quintuskerne haben daher allgemeine Reflexkrämpfe im Gefolge, wobei übrigens an diesen auch die Reizung anderer sensibler Wurzeln der medulla oblongata beteiligt sein mag[1].

c. Zweckmäßigkeit der Reflexe. Ausdehnung der Reflexerscheinungen.

Die Reflexerscheinungen tragen den Charakter der Zweckmäßigkeit an sich. Bei den Oblongatareflexen erhellt dies unmittelbar aus der oben gegebenen Schilderung ihrer Bedingungen und ihres geordneten Zusammenwirkens. Auch bei den Rückenmarksreflexen ist aber eine gewisse Zweckmäßigkeit meist zu erkennen. Wenn z. B. eine Hautstelle gereizt wird, so bewegt das Tier den Arm oder das Bein in einer Weise, die sichtlich auf die Entfernung des Reizes gerichtet ist; wird der Reflex stärker, so beteiligt sich zunächst die gegenüberliegende Extremität in entsprechendem Sinne, oder das Tier führt eine Sprungbewegung aus, durch die es der Einwirkung des Reizes zu entfliehen scheint. Nur wenn die Bewegungen einen krampfhaften Charakter annehmen, wie es bei sehr

[1] Nothnagel, Virchows Archiv, Bd. 44, S. 4. Binswanger, Arch. f. Psych., Bd. 19, S. 759.

starken Reizen oder gesteigerter Erregbarkeit vorkommt, verlieren sie diesen Ausdruck der Zweckmäßigkeit. Der letztere hat nun die Frage veranlaßt, ob die Reflexe überhaupt als mechanische Erfolge der Reizung und ihrer Ausbreitung in dem Zentralorgan, oder aber als Handlungen von psychischem Charakter anzusehen seien, die als solche, ähnlich wie die willkürlichen Bewegungen, einen gewissen Grad von Bewußtsein voraussetzen lassen. In dieser Form ist die Frage offenbar falsch gestellt. Daß die Einrichtungen des Zentralorgans, ähnlich denjenigen einer mit umfassenden Selbstregulierungen versehenen Maschine, zweckmäßige Erfolge mit mechanischer Notwendigkeit herbeiführen, daran kann, namentlich angesichts der in hohem Grade zweckmäßigen und dennoch auf bestimmten mechanischen Bedingungen beruhenden Beschaffenheit der Oblongatareflexe, nicht wohl gezweifelt werden. Auch ist es selbstverständlich nicht ausgeschlossen, daß ein Empfindungsreiz gleichzeitig eine Reflexbewegung und eine Empfindung oder Vorstellung auslösen kann. Darum darf nicht ohne weiteres in der Anwesenheit irgend welcher Bewußtseinsvorgänge das Kriterium für die Nichtexistenz eines Reflexes gesehen werden. Anderseits freilich würde sich der Begriff des letzteren ins ungemessene erweitern und nahezu über alle tierischen Bewegungen ausdehnen, wenn man jede durch irgend einen sensibeln Reiz im Zentralorgan ausgelöste Bewegung einen Reflex nennen wollte. Wenn ich z. B. eine willkürliche Bewegung ausführe, um ein gesehenes Objekt zu ergreifen, so entspricht eine solche Willenshandlung immer noch dem allgemeinen Schema einer durch einen sensibeln Reiz ausgelösten Bewegung. Dennoch fehlt hier offenbar ein gerade für die Reflexe spezifisches Merkmal, das für ihre Unterscheidung ursprünglich maßgebend war, und ohne das die Unterscheidung ihren Sinn verliert. Dieses Merkmal besteht darin, daß die auf einen sensibeln Reiz im Zentralorgan vermittelte Bewegung nicht als eine psychisch verursachte erscheinen darf, daß also die durch den Reiz erzeugte Vorstellung nicht für das eigene Bewußtsein des Handelnden das Motiv der äußeren Bewegung ist. Darum nenne ich es einen Reflex, wenn ich auf einen empfundenen Hautreiz reagiere, solange die Empfindung eine bloß zufällige Begleiterscheinung der Bewegung bleibt, solange also die Bewegung auch ohne die begleitende Empfindung genau in derselben Weise erfolgen würde. Ich nenne es dagegen nicht mehr Reflex, wenn ich den reizenden Gegenstand, der meine Hand berührt, willkürlich ergreife; denn hier ist die Bewegung für den Handelnden an den Bewußtseinsvorgang gebunden. Nun kann es natürlich im einzelnen Fall bei der objektiven Beobachtung von Handlungen schwer sein, zu entscheiden, ob eine gegebene Bewegung in diesem Sinne ein Reflex sei oder nicht. Aber in dieser praktischen Schwierigkeit darf doch kein

Grund liegen, jenes die Reflexe von andern Handlungen unterscheidende Kriterium, daß sie den psychisch bedingten Bewegungen durch ihre Zweckmäßigkeit verwandt, von ihnen aber eben in dem Mangel psychischer Mittelglieder verschieden sind, überhaupt beseitigen zu wollen. Denn gerade dieses Kriterium ist es, das die Reflexe zu einer wohl unterscheidbaren, charakteristischen Klasse tierischer Bewegungen macht. Selbstverständlich ist damit nicht ausgeschlossen, daß eine Bewegung physisch und nach unserer unmittelbaren Selbstbeobachtung zugleich psychisch bedingt sei. Vielmehr muß das letztere eine mögliche Voraussetzung für die Interpretation irgendwelcher tierischer Bewegungen bleiben. Aber es macht doch auch für diese Interpretation praktisch in jedem Fall einen wesentlichen Unterschied, ob die Bewegung eindeutig oder mindestens annähernd eindeutig einem bestimmten Reiz zugeordnet ist, wie das im allgemeinen bei den eigentlichen Reflexen zutrifft, oder ob eine solche Zuordnung vieldeutig und in nicht seltenen Fällen unbegrenzt vieldeutig wird, wie bei den willkürlichen Handlungen. Der praktische Unterschied besteht hier aber darin, daß wir aus der Ursache, dem einwirkenden Reiz und seiner Fortleitung, den eintretenden Effekt, die äußere Bewegung, überhaupt nicht mehr mit irgendeinem Grad von Sicherheit physiologisch abzuleiten imstande sind, daß aber eine solche Ableitung auf psychologischem Wege gelingen kann, wenn wir die im Bewußtsein aufzufindenden psychologischen Zwischenglieder, die Motive, einschalten. Hier liegt daher einer jener Fälle vor, wo die Psychologie zur Hilfsdisziplin der Physiologie wird (S. 2). Die Grenze, wo dies eintritt, werden wir also auch zur Abgrenzung der Reflexe von den zweckbewußten Willenshandlungen benutzen, was natürlich Zwischenglieder nicht ausschließt, wie uns solche in der Tat später in den sogenannten Triebhandlungen begegnen werden[1]. Als ein mit dem psychischen Moment nahe zusammenhängendes, aber nicht überall zutreffendes objektives Merkmal kann übrigens dies gelten, daß die Reflexe unmittelbar nach der Einwirkung sensibler Reize erfolgen, während bei psychisch bedingten Bewegungen eine kürzere oder längere Zwischenzeit verfließen kann. Das nämliche gilt von andern objektiven Merkmalen, wie z. B. der möglichen Wahl zwischen verschiedenen Mitteln, Merkmalen, die, weil sie keineswegs bei allen psychisch vermittelten Bewegungen zutreffen, und zum Teil auch, weil der zweckmäßige Charakter der Reflexe hier der Deutung einen gewissen Spielraum bietet, nicht immer anwendbar sind.

Läßt man die angegebenen Kennzeichen als solche gelten, welche die Reflexe empirisch als wohl unterscheidbare Gruppe abgrenzen, so ergibt sich nun, daß sich die zentrale Reflexregion beim Menschen und den ihm ähnlichen höheren Tieren wahrscheinlich nicht über das Mittel-

[1] Vgl. Abschn. IV, Kap. XVII.

hirngebiet nach aufwärts erstreckt. Sobald ein sensibler Reiz bis zur Hirnrinde geleitet und erst hier in einen motorischen Impuls übertragen wird, scheint nämlich eine solche Übertragung immer von einer Einschaltung psychophysischer Zwischenglieder begleitet zu sein, die im Bewußtsein des Handelnden den Charakter von Motiven gewinnen, und die danach einerseits psychologisch eine zureichende Kontinuität des Bewußtseins voraussetzen, anderseits aber für den physiologischen Standpunkt der Betrachtung die Handlung zu einem unbestimmt vieldeutigen Effekt des verursachenden Reizes machen. Wenn gleichwohl von manchen Autoren von »Rindenreflexen« als von einer feststehenden Tatsache gesprochen wird, so bedienen sie sich hierbei eines umfassenderen Begriffs des Reflexes, wonach jede überhaupt auf sensible Reizung erfolgende Bewegung, ob nun nachweisbare Motive als psychische Zwischenglieder da sein mögen oder nicht, als Reflexe bezeichnet werden. Von diesem Standpunkte aus wird dann auch zuweilen eine Willenshandlung als ein »Rindenreflex« definiert. Natürlich verliert aber auf diese Weise der gerade mit Rücksicht auf die Frage der Entstehung solcher rein physiologischer und dabei doch zweckmäßiger Bewegungen überaus wichtige Begriff des Reflexes ganz und gar seine Bedeutung. Auf diese Entstehungsfrage selbst kann natürlich erst später eingegangen werden[1]. Hier ist nur im Hinblick auf die unten zu besprechenden Funktionen der einzelnen Zentralgebiete noch hervorzuheben, daß, wenn beim Menschen die Großhirnrinde im allgemeinen wohl als dasjenige Zentrum bezeichnet werden darf, für welches der Begriff des Reflexes in den der psychisch bedingten Handlung übergeht, dies keineswegs ein für alle Wirbeltiere gültiger Satz ist, sondern daß vermöge der schon im vorigen Kapitel erwähnten fortschreitenden Zentralisation in aufsteigender Richtung diejenigen Mittelhirngebiete, die beim Menschen bloß noch als Reflexzentren funktionieren, bei niederen Wirbeltieren eine zentralere Stellung zu behaupten scheinen, und daß namentlich bei den niedersten Wirbeltieren dies wahrscheinlich selbst für die Oblongata und das Rückenmark bis zu einem gewissen Grade zutrifft. Endlich bei den Wirbellosen können solche zentrale Funktionen sogar an irgendein in der Peripherie des Körpers gelegenes Ganglion gebunden sein. Mit der Zentralisation der psychischen Funktionen im Gehirn ist eben zugleich ihre Dezentralisation in den Körperorganen verbunden, und dieser Dezentralisation entspricht die Ausdehnung der Reflexfunktionen[2].

[1] Vgl. unten die Bemerkungen über das funktionelle Verhältnis der Großhirnrinde zu den niedereren Nervenzentren (6) und die Erörterung der Formen tierischer Bewegungen in Abschn. IV.

[2] Vgl. oben Kap. I, S. 49 ff., und dazu im IV. und V. Abschnitt die Kapitel über Bewußtsein und Willen.

3. Automatische Erregungen.

a. Automatische Erregungen im Rückenmark und verlängerten Mark.

Die »automatischen Funktionen« bilden Parallelerscheinungen zu den Reflexfunktionen, insofern man auch unter ihnen rein physiologische Vorgänge versteht, also alle diejenigen ausschließt, die uns, wie z. B. die Willenshandlungen, die Erinnerungsvorgänge u. dgl., in der unmittelbaren Wahrnehmung als »psychisch bedingte« gegeben sind. Die automatischen Funktionen in diesem rein physiologischen Sinne sind demnach den Reflexen nahe verwandt. Sie unterscheiden sich aber dadurch von ihnen, daß die automatische Reizung in den Nervenzentren selbst entsteht, nicht erst durch einen von außen zugeführten Reiz in ihnen ausgelöst wird. Im allgemeinen können die motorischen Gebiete, die Reflexerscheinungen darbieten, auch automatische Erregungen empfangen. Nicht nur Muskelbewegungen und Hemmungen bestimmter Bewegungen, sondern auch Empfindungen können aber als Wirkungen solcher automatischer Reizungen entstehen. Nicht immer ist es dabei leicht, dieselben von direkten Einwirkungen äußerer Reize oder von Reflexerregungen zu unterscheiden. Denn auf alle unsere Sinne wirken fortwährend schwache Reize ein, die in den Strukturverhältnissen der Sinnesorgane ihren Grund haben. Diese schwachen Erregungen, wie sie z. B. durch den Druck bewirkt werden, unter dem die Netzhaut im Auge, die schallperzipierenden Membranen im Gehörlabyrinth stehen, sind aber natürlich für die empfindenden Nervenzentren den äußeren Erregungen äquivalent. Sondern wir derartige Fälle ab, so scheinen ausschließlich plötzlich auftretende Veränderungen in der chemischen Konstitution der Nervensubstanz, wie sie vorzugsweise durch Veränderungen des Blutes verursacht werden, als die Ausgangspunkte automatischer Erregungen übrig zu bleiben.

Unter dem Einfluß automatischer Erregungen von seiten des Rückenmarks stehen vor allem die Muskeln gewisser Organe des Ernährungsapparates: so die Ringmuskeln der Blutgefäße, deren Lumen sich nach Durchschneidungen des Rückenmarks erweitert[1], sowie die Schließmuskeln der Blase und des Darms[2], an denen man ähnliche Erfolge beobachtet hat. Dagegen scheinen die tonischen Erregungen der Skelettmuskeln ausschließlich reflektorischer Natur zu sein (vgl. oben S. 131 f.), da Durchschneidung der Muskelnerven, abgesehen von der begleitenden Zuckung und ihren elastischen Nachwirkungen, keine Veränderung der Muskelspannung mit sich führt[3]. Endlich scheinen aber auch in den von den

[1] Goltz und Freusberg, Pflügers Archiv, Bd. 13, 1876, S. 460.

[2] Masius, Bulletin de l'académie de Belg. 1867, 68, T. 24 et 25.

[3] Heidenhain. Physiologische Studien, 1856, S. 9. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung, 1858, S. 51 f.

eigentlichen Zentralorganen getrennten, mit selbständigen Zentren versehenen peripheren Organen, wie im Herzen, in den Darmmuskeln, neben reflektorischen automatische Erregungen stattzufinden (vgl. oben S. 299).

Von besonderer Bedeutung sind die automatischen Erregungen, die vom verlängerten Mark ausgehen. Auch hier scheinen durchweg die Reflexzentren zugleich automatische Zentren zu sein. Die betreffenden Bewegungen dauern daher fort, wenn der sensorische Teil der Reflexbahn unterbrochen wurde. Hierher gehören die Atem- und Herzbewegungen, sowie die Innervation der Blutgefäße. Indem jedem dieser Vorgänge zwei Zentren entsprechen, die jedenfalls auch räumlich gesondert sind, den Atembewegungen Zentren der In- und der Exspiration, den Herzbewegungen Zentren der Beschleunigung und der Hemmung des Herzschlags, der Gefäßinnervation Zentren der Verengerung und der Erweiterung des Gefäßraumes, scheint hier in der Regel je eines dieser Zentren zugleich als automatisches Zentrum zu funktionieren oder sogar unter der vorwiegenden Wirkung automatischer Reize zu stehen: so bei den Atembewegungen das Zentrum der Inspiration, bei den Herzbewegungen das Zentrum der Hemmung des Herzschlags, bei der Gefäßinnervation das Zentrum der Gefäßverengerung. Vielleicht ist es die Lage der betreffenden Nervenkerne und die Art der Blutverteilung in denselben, wodurch sie den automatischen Erregungen vorzugsweise zugänglich werden. Der normale physiologische Reiz aber, der die Erregung herbeiführt, ist wahrscheinlich jene Beschaffenheit des Blutes, die sich beim Stillstand der Atmung oder überall da ausbildet, wo die Entfernung der oxydierten Blutbestandteile gehindert ist. Im allgemeinen also scheinen Oxydationsprodukte, teils das letzte Verbrennungsprodukt, die Kohlensäure, teils niedrigere noch unbekannte Oxydationsstufen, in dem dyspnoischen Blut als Nervenreize zu wirken. Die Anhäufung dieser Stoffe erregt das inspiratorische Zentrum: es entsteht eine Einatmung, die nun wieder infolge der Aufblähung der Lunge das Exspirationszentrum reflektorisch erregt (S. 296). So schließt in jener automatischen Reizung der Kreis der Selbstregulierungen sich ab, durch die der Atmungsprozeß fortwährend im Gange erhalten wird. Den ersten Anstoß gibt die Blutveränderung: sie erregt als innerer Reiz die Einatmung. Damit ist aber auch der weitere periodische Verlauf von selbst gegeben. Dem durch die Ausdehnung der Lunge erregten Exspirationsreflex folgt beim Zusammensinken des Organs Inspirationsreflex und gleichzeitig infolge der erneuten Ansammlung von Oxydationsprodukten abermalige automatische Reizung des Zentrums der Inspiration.

Der automatischen Innervation des Hemmungszentrums für das Herz und des pressorischen Zentrums für die Blutgefäße liegen vermutlich die

nämlichen Blutveränderungen zugrunde. Man nimmt gewöhnlich an, daß es sich in beiden Fällen um Erregungen handle, die nicht, wie bei der Atmung, infolge der Selbstregulierung der Reizung rhythmisch auf- und abwogen, sondern um solche, die dauernd in gleichmäßiger Größe anhalten. Dies wird daraus gefolgert, daß Trennung der Hemmungsnerven des Herzens, der Vagusstämme, den Herzschlag dauernd beschleunigt, und daß Trennung der Gefäßnerven eine bleibende Erweiterung der kleinen Arterien herbeiführt. Aber diese Tatsachen schließen nicht aus, daß die automatische Erregung in beiden Fällen zwischen gewissen Grenzen auf- und abschwanke. In der Tat sprechen hierfür mehrere Erscheinungen, wie die abwechselnden Verengerungen und Erweiterungen, die man an den Arterien beobachtet, und die meist nach Durchschneidung der Nerven verschwinden, ferner der Zusammenhang der Pulsfrequenz mit der Atmung, der zwar teilweise, wie wir gesehen haben, von den Volumänderungen der Lunge abhängt und durch Reflex sich erklärt, zum Teil aber noch auf einen andern Ursprung hinweist, da längerer Stillstand der Atmung, mag er in In- oder Exspirationsstellung erfolgen, auch das Herz zum Stillstande bringt. Beim Erstickungstod tritt ferner regelmäßig neben starker Erregung der Inspirationsmuskeln Verengerung der Blutgefäße und Hemmung des Herzschlags ein. Hiernach ist zu vermuten, daß die automatische Reizung aller jener Zentren der medulla oblongata auf analogen Blutveränderungen beruht. Die beobachteten Verschiedenheiten können leicht in den Verhältnissen der peripheren Nervenendigungen ihren Grund haben, da das Inspirationszentrum mit gewöhnlichen motorischen Nerven in Verbindung steht, denen gegenüber Herz und Blutgefäße sich durch die Selbständigkeit ihrer peripheren Innervationen auszeichnen. Von allen Nerven getrennt, pulsiert das Herz, wenn auch in geändertem Rhythmus, fort, und bleibt die Gefäßwandung wechselnder Verengerungen und Erweiterungen fähig. Die Ursachen, welche diese peripheren Erregungen bestimmen, sind aber wahrscheinlich denjenigen ähnlich, die im verlängerten Mark der Atmungsinnervation zugrunde liegen, und gleich diesen aus automatischen und reflektorischen Vorgängen zusammengesetzt, wobei der rhythmische Verlauf am Herzen und das Gleichgewicht zwischen Erregung und Hemmung an den Gefäßen ebenfalls durch irgend welche Selbstregulierungen zustande kommen. Atmungs-, Herz- und Gefäßinnervation stehen demnach wahrscheinlich insofern in Beziehung zu einander, als die automatischen Erregungen, aus denen sie entspringen, auf die nämliche Quelle zurückleiten. Die Zentren dieser Bewegungen bieten, wie es scheint, den inneren Reizen besonders günstige Angriffspunkte, denn kein anderes Zentralgebiet reagiert so empfindlich wie dieses auf Schwankungen der Blutbeschaffenheit. Bei den übrigen Teilen des zentralen

Nervensystems kommen vermutlich die Einflüsse des Blutes immer erst dadurch zur Wirksamkeit, daß von jenen Zentren der Atmungs-, Herz- und Gefäßinnervation aus der Blutstrom Veränderungen erfährt, die zur Quelle zentraler Reizung werden. So bilden Erregungen des Gefäßnervenzentrums, die den Blutstrom im Gehirn hemmen, wahrscheinlich in vielen Fällen die Ursache allgemeiner Muskelkrämpfe. Der Ausgangspunkt der letzteren ist hier wohl meistens die Brücke, vielleicht zuweilen auch ein weiter nach vorn gelegener motorischer Hirnteil[1]. Ähnliche Muskelkrämpfe von beschränkterer Ausdehnung kann aber das dyspnoische Blut durch Reizung des Rückenmarks hervorbringen[2].

b. Automatische Erregungen in der Hirnrinde.

Von den über der Hirnbrücke gelegenen Teilen scheinen es hauptsächlich die zentrosensorischen und zentromotorischen Regionen der Hirnrinde zu sein, von denen unter gewissen Bedingungen automatische Erregungen ausgehen. Dabei handelt es sich aber überall nicht mehr um rein automatische Vorgänge in dem oben definierten physiologischen Sinne, sondern vermöge der Beziehungen der Großhirnrinde zu den psychischen Funktionen verbinden sich die automatischen Erregungen mit Bewußtseinsvorgängen, die wir im allgemeinen dem Gebiet der psychischen Assoziationsprozesse zurechnen, und die auf verwickeltere psychophysische Bedingungen zurückführen. Immerhin spielt hier die automatische Reizung insofern eine bedeutsame Rolle, als sie einen veränderten Erregbarkeitszustand der Großhirnrinde herbeiführt, der die Entstehung und den Ablauf dieser psychophysischen Prozesse wesentlich beeinflußt. Vor allem gehören hierher jene Reizungserscheinungen, welche die fast normalen Begleiter des Schlafes bilden. Sie äußern sich am häufigsten und oft ausschließlich als sensorische Erregungen. So entsteht die gewöhnliche, sensorische Form des Traumes, bei der, wahrscheinlich immer unter dem Einfluß äußerer Sinnesreize, infolge der automatisch gesteigerten Erregbarkeit der Sinneszentren Vorstellungen von halluzinatorischem Charakter auftreten. Zuweilen vermischen sich damit auch motorische Erregungen: es entstehen Muskelbewegungen der Sprachwerkzeuge, seltener des lokomotorischen Apparates, die sich nun mit den Erscheinungen der sensorischen Erregung zu einer mehr oder weniger zusammenhängenden Reihe von Vorstellungen und Handlungen verknüpfen. Bei allen diesen Erscheinungen, den sensorischen wie den motorischen, bildet nun aber die automatische Erregbarkeitsänderung nur die Grund-

[1] Kussmaul und Tenner, Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen, Bd. 3, 1857, S. 77.
[2] Luchsinger, Pflügers Archiv, Bd. 14, 1877, S. 383.

lage, auf der sich die verwickelten psychophysischen Bedingungen des Geschehens entwickeln. Der Ausgangspunkt jener zentralen Veränderungen, die der Schlaf im Gefolge hat, liegt dabei wahrscheinlich wieder in den Innervationszentren des verlängerten Marks. Im Moment des Einschlafens vermindert sich nämlich, wie zuerst MOSSO bei Individuen mit Substanzverlusten des Schädels nachwies, der Blutzufluß zum Gehirn, worauf dann äußere Sinnesreize, auch wenn sie kein Erwachen herbeiführen, meist vorübergehend denselben verstärken[1]. Dabei treten aber die Volumschwankungen des Gehirns erheblich später als die begleitenden Pulsveränderungen der peripheren Arterien ein[2]. Jener allgemeinen Verminderung des Blutzuflusses entspricht nun wahrscheinlich die zunächst eintretende starke Herabsetzung der Erregbarkeit der Hirnzentren und die mit ihr zusammenhängende Verdunkelung des Bewußtseins, die den Eintritt des Schlafes bezeichnet. Die so eintretende Hemmung der zentralen Funktionen ergreift dann aber auch in einem gewissen Grade das Atmungs- und Herzzentrum, daher nicht selten während des Schlafes dyspnoische Erscheinungen auftreten. Die gesteigerte Reizbarkeit einzelner zentraler Elemente der Hirnrinde, die sich in den Phantasmen des Traumes verrät, kann demnach darin ihren Grund haben, daß das dyspnoisch gewordene Blut direkt erregend auf die Hirnrinde einwirkt. Außerdem ist es möglich, daß infolge der Wechselbeziehungen, in denen die verschiedenen zentralen Gebiete zueinander stehen, zufällig erzeugte Reizungen einer bestimmten Region der Hirnrinde um so intensivere Wirkungen haben, je mehr sich die Nachbargebiete im Zustand latenter Erregung befinden[3].

Wo ähnliche Erregungen des Großhirns im wachen Zustande sich einstellen, da entspringen sie stets pathologischen Veränderungen. Häufig leitet aber auch hier die Untersuchung auf abnorme Verhältnisse der Blutzirkulation als deren letzte Bedingung hin. Solche können einen lokalen Sitz haben, indem sie von den Gefäßen der Hirnhaut oder des Gehirns selbst ausgehen. So pflegen namentlich Herderkrankungen, die in der Nähe der Sinneszentren entstanden sind, von entsprechenden Halluzinationen begleitet zu sein. Diese können aber auch von allgemeineren Störungen des Blutlaufs ausgehen, wie sie teils im Gefolge psychischer

---

[1] MOSSO, Über den Kreislauf des Blutes im menschlichen Gehirn, 1881, S. 74 ff.

[2] HANS BERGER, Über die körperlichen Äußerungen psychischer Zustände, 1. Teil 1904, 2. Teil 1907. Mit Atlas. Näheres über die Symptome von Schlaf und Traum vgl. Abschn. V, Kap. XX.

[3] Vgl. hierzu die Psychologie des Traumes, Abschn. V. Auf den oben erwähnten erregenden Einfluß des dyspnoischen Blutes weist die Tatsache hin, daß auch andere Formen automatischer oder reflektorischer Reizung, wie dyspnoische Krämpfe, epileptiforme Zuckungen, vorzugsweise leicht während des Schlafes auftreten.

Störungen, teils auch als Ursachen derselben auftreten[1], da Veränderungen der Herz- und Gefäßinnervation häufig bei psychischen Erkrankungen beobachtet werden[2]. Nun finden sich bei jeder dauernderen Geistesstörung mehr oder minder beträchtliche Veränderungen der Hirnrinde, und diffuse Erkrankungen der die Rinde überziehenden Gefäßhaut sind wohl die häufigsten Ursachen akuter psychischer Störungen. Die Reizungserscheinungen, die diese begleiten, sind aber in hohem Grade denen ähnlich die normalerweise im Schlafe auftreten. Auch sie gehören teils dem sensorischen, teils dem motorischen Gebiete an. Die sensorische Erregung äußert sich in Empfindungen und Vorstellungen der verschiedenen Sinne, oft an Stärke denjenigen gleich, die durch äußere Eindrücke geweckt werden können, und daher nicht von ihnen zu unterscheiden. Solchen Halluzinationen gesellen sich Veränderungen der subjektiven Empfindungen, der Muskel- und Organempfindungen, bei, von denen wesentlich die Richtung des Gemütszustandes abhängt. Motorische Reizungen treten in der Form von Zwangshandlungen auf, welche meist durch ihre ungewöhnliche Energie auffallen. Auch hier verbindet sich aber, wie in den Träumen und Traumhandlungen, die aus der automatischen Reizung hervorgegangene Erhöhung der Erregbarkeit mit weiteren psychophysischen Vorgängen, die erst den besonderen Inhalt der Erscheinungen ausmachen[3].

4. Funktionen des Mittel- und Zwischenhirns.

a. Funktionen dieser Hirngebiete bei den niederen Wirbeltieren.

Schon die gröbere Morphologie der Hirnteile zeigt, daß das Mittel- und Zwischenhirngebiet, das bei dem Menschen und den höheren Säugetieren, namentlich den jenem nahe stehenden Primaten, gegenüber der Masse der sich über ihm wölbenden Großhirnhemisphären weit zurücktritt, bei den niederen Wirbeltieren der entwickeltste Teil des Zentralorgans ist, und daß es selbst bei den Vögeln und niederen Säugern, bei denen das Vorderhirn bereits eine größere Mächtigkeit gewonnen hat, doch immer noch in seiner relativen Entwicklung bevorzugt ist. (Vgl. Fig. 54, S. 173.) Diesen in die Augen springenden äußeren Formverhältnissen entsprechen nun auch durchaus funktionelle Unterschiede, so daß bei dem Mittel- und Zwischenhirn weit weniger als bei Rückenmark und medulla

[1] Wernicke, Lehrbuch der Gehirnkrankheiten, Bd. 2, S. 10. Kraepelin, Psychiatrie 6, Bd. 1, S. 54.

[2] Wolff, Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie, Bd. 26, S. 273. Ziehen, Sphygmographische Untersuchungen bei Geisteskranken, 1887.

[3] Über diese psychologische Seite der geistigen Störung sowie über den Schlaf und die schlafähnlichen Zustände (den Hypnotismus) vgl. Abschn. V.

oblongata die bei niederen Tieren beobachteten Symptome auf die höheren und besonders auf den Menschen übertragen werden dürfen. Dazu kommt, als eine weitere Bedingung, die bei Tieren wie beim Menschen die funktionelle Analyse dieses Gebietes erschwert, daß sowohl experimentelle Eingriffe wie pathologische Störungen selten ein bestimmtes, wohl umschriebenes Gebiet treffen, sondern daß sie leicht auf Nachbargebiete, experimentelle Eingriffe namentlich auf die unter und zwischen den Hirnhügeln emporziehenden Hirnschenkel- und Stabkranzfasern zugleich einwirken. Von den meisten Ergebnissen früherer Versuche über die Folgen von Vier- und Sehhügeldurchschneidungen läßt sich daher nicht mit Sicherheit sagen, inwiefern die beobachteten Bewegungsstörungen wirklich von den Zerstörungen dieser Teile selbst und nicht vielmehr von solchen der benachbarten Leitungsbahnen herrühren[1]. In der Tat ist es aber auch klar, daß die zur Untersuchung der Leitungsbahnen, namentlich der Anfänge derselben im Rückenmark und ihrer Endigungen in der Großhirnrinde, in erster Linie sich empfehlenden Reizungs- und Ausfallssymptome eben wegen der schwierigen Sonderung der Teile von ihrer Umgebung kaum mit Aussicht auf Erfolg verwendet werden können. Mehr und mehr ist daher in diesem Fall die Physiologie dazu übergegangen, da die Reizmethode ohnehin aus naheliegenden Gründen nahezu ausgeschlossen ist, an die Stelle der direkten eine indirekte Anwendung der Ausfallsmethode treten zu lassen, indem man sich nicht fragt, welche Funktionen zurückbleiben, wenn die Mittel- und Zwischenhirngebiete, um deren Untersuchung es sich handelt, selbst hinwegfallen, sondern umgekehrt, welche Funktionen noch zu beobachten sind, wenn alle über ihnen liegenden, dem Vorderhirn zugehörigen Hirnteile hinweggenommen werden. Nimmt man dazu noch die Erscheinungen an solchen Tieren der gleichen Spezies, bei denen das gesamte Zentralorgan mit Ausschluß der medulla oblongata und des Rückenmarks entfernt ist, so kann aus der Differenz der Ergebnisse in beiden Fällen auf die Bedeutung jenes zentralen Zwischengebiets zurückgeschlossen werden. Dieser Weg ist, zunächst freilich mehr in der Absicht, die Bedeutung des der Exstirpation unterworfenen Vorderhirns selbst zu erforschen, schon vor langer Zeit von FLOURENS[2] bei Vögeln,

[1] Hierher gehören namentlich die Versuche von LONGET (Anatomie und Physiologie des Nervensystems, übersetzt von HEIN, Bd. 1, S. 385), SCHIFF (Lehrbuch der Physiologie, Bd. 1, S. 342), VULPIAN (Physiologie du système nerveux, p. 658) u. A., Versuche, die in der Geschichte der Experimentalphysiologie der Zentralorgane immer eine ehrenvolle Stellung behaupten werden, aber vom heutigen Standpunkte aus schon deshalb als veraltet bezeichnet werden müssen, weil sie, ohne Rücksicht auf die morphologischen Verhältnisse und den Verlauf der Leitungsbahnen, auf rein symptomatischem Wege mit Hilfe der Ausfalls- und Reizerscheinungen Aufschluß über die Funktionen der Teile zu gewinnen suchten.

[2] FLOURENS, Recherches expér. sur les fonctions du système nerveux[2], 1842.

dann planmäßig von GOLTZ[1] beim Frosche, von CHRISTIANI[2] und später ebenfalls von GOLTZ[3] auch bei Säugetieren, endlich von J. STEINER[4] bei Wirbeltieren aller Klassen beschritten worden. Auf ihm läßt sich offenbar eine etwas größere Sicherheit, wenn auch nicht über jeden einzelnen Bestandteil der in dem Mittel- und Zwischenhirn zusammengefaßten Gebiete, so doch über ihre Gesamtheit gewinnen.

Die nach dem angegebenen Prinzip ausgeführten Beobachtungen lehren nun, daß die funktionelle Bedeutung des Zwischen- und Mittelhirngebiets in der Wirbeltierreihe im wesentlichen mit der in den äußeren Formverhältnissen schon hervortretenden Ausbildung dieser Teile gleichen Schritt hält, womit dann zugleich das bei den niederen Ordnungen hervortretende Übergewicht des Mittelhirns, der Zweihügel oder lobi optici, über das bei ihnen nur spärlich entwickelte Zwischenhirn, den Thalamus, zusammengeht. In der ganzen Klasse der Fische, abgesehen von dem auf die Medulla reduzierten Amphioxus lanceolatus, erscheint so das Mittelhirn als das herrschende Zentralorgan. So lange es erhalten bleibt, sind die wesentlichen psychischen Funktionen kaum verändert: namentlich reagieren die Tiere auf Gesichts- und Tasteindrücke vollkommen normal, sie bewegen sich spontan und zweckmäßig; nur der Geruch ist infolge der mit der Wegnahme des Vorderhirns eintretenden Beseitigung der Riechnerven aufgehoben, und infolgedessen kann die Nahrungsaufnahme, insoweit sie eben durch die Geruchseindrücke geleitet wird, mehr oder weniger geschädigt sein[5]. Von diesem Verhalten entfernt sich schon erheblich das der Amphibien nach Entfernung des Großhirns. Was unzweifelhaft auch bei ihnen erhalten bleibt und also offenbar wesentlich an das Mittelhirn gebunden ist, das ist die Funktion des Gehens und die Regulierung der einheitlichen Lokomotion des Körpers. Der großhirnlose Frosch sitzt aufrecht, wie das unversehrte Tier; er umgeht, wenn er durch Hautreize zu Ortsbewegungen veranlaßt wird, in den Weg gestellte Hindernisse usw. Der einzige Unterschied, den er bietet, besteht darin, daß er zunächst spontan seinen Ort nicht verläßt und ebenso Nahrung nicht spontan zu sich nimmt[6]. Zugleich macht sich aber hier schon einerseits eine schärfer hervortretende funktionelle Scheidung zwischen Mittel- und Zwischenhirn, anderseits zugleich der Einfluß neuer

---

[1] GOLTZ, Beiträge zu der Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches, 1869.

[2] CHRISTIANI, Zur Physiologie des Gehirns, 1885.

[3] GOLTZ, Der Hund ohne Großhirn. PFLÜGERS Archiv für Physiol., Bd. 51, 1892, S. 570.

[4] J. STEINER, Die Funktionen des Zentralnervensystems, 1.—4. Abt., 1885—1900.

[5] J. STEINER, Die Funktionen des Zentralnervensystems. II, S. 211 f.

[6] GOLTZ, Die Funktionen der Nervenzentren des Frosches, S. 65.

Einübungen geltend. Bleibt nämlich das Zwischenhirn erhalten, so erholt sich, wie SCHRADER beobachtete, der Frosch allmählich: er beginnt wieder spontan Fliegen zu fangen und unterscheidet sich schließlich überhaupt nicht mehr von einem völlig unversehrten Tier[1]. Diesem Verhalten entspricht wesentlich auch das des Vogels nach Verlust des Vorderhirns. Auch hier bleibt das Tier zunächst, wie schon FLOURENS beobachtete, unverrückt in aufrechter Körperhaltung stehen, atmet regelmäßig, schluckt, wenn es gefüttert wird, und reagiert durch zusammengesetzte Fluchtbewegungen auf Reize, führt aber keine spontanen Bewegungen aus. Doch ändert sich auch hier das Verhalten, falls die Tiere länger am Leben erhalten werden: es treten dann unruhige Hin- und Herbewegungen ein, die Tiere weichen bei ihren Bewegungen Hindernissen aus usw.[2] Daß nicht minder bei Säugetieren zweckmäßige Reaktionen auf Lichtreize, Ausweichen von Hindernissen, sobald durch Reize Fluchtbewegungen ausgelöst werden, und dann und wann anscheinend spontane Bewegungen eintreten können, nachdem alle vor dem Mittel- und Zwischenhirn gelegenen Teile entfernt sind, hat CHRISTIANI zuerst bei Kaninchen beobachtet[3]. Eine noch weitergehende Restitution der Funktionen sah endlich GOLTZ bei Hunden eintreten, die er nach vollständiger Wegnahme des Großhirns längere Zeit am Leben erhalten hatte[4]. Auch hier verhielten sich die Tiere in der ersten Zeit nach der Operation vollkommen passiv: nur die vegetativen Funktionen, Herzbewegungen, Atmung, Schluckbewegungen nach Einführung von Nahrung in den Schlund, gingen von Anfang an ungestört von statten. Allmählich trat aber eine viel vollkommenere Wiederherstellung der Leistungen ein: das Tier bewegte sich schließlich nahezu normal, reagierte durch Bellen auf Hautreize, erhob sich, wenn es zu Boden gefallen war, wechselte zwischen Schlaf und Wachen und konnte durch Schallreize aus dem Schlafe geweckt werden. Der Geruch war zwar infolge der Beseitigung des Olfactorius vollständig zerstört; gleichwohl nahm das Tier spontan Nahrung zu sich, wenn sein Maul mit ihr in Berührung gebracht wurde, und widrig schmeckende Nahrung spie es aus. Was dauernd fehlte, das waren nur alle Äußerungen von Lustgefühlen, von Anhänglichkeit sowie überhaupt alle Zeichen, die sich auf ein Wiedererkennen von Personen beziehen ließen.

Aus diesen Ergebnissen wird man folgern müssen, daß in der ganzen Wirbeltierreihe bis herauf zu den Karnivoren das Mittel- und Zwischenhirngebiet nicht bloß wichtige Zentralstationen für die Verknüpfung von

[1] SCHRADER, PFLÜGERS Archiv, Bd. 41, 1887, S. 75.
[2] SCHRADER, PFLÜGERS Archiv, Bd. 44, 1888, S. 175.
[3] CHRISTIANI, Zur Physiologie des Gehirns, S. 25.
[4] GOLTZ, PFLÜGERS Archiv, Bd. 51, S. 570 ff.

Sinneseindrücken mit den ihnen entsprechenden Körperbewegungen enthält, die noch, analog wie die Reflexmechanismen des Rückenmarks, nach ihrer Trennung von den höheren Zentralteilen fortfunktionieren, sondern daß mit der Erhaltung jener Gebiete auch noch die der einfacheren psychischen Funktionen verbunden ist. Von den letzteren werden nur diejenigen hinfällig, die einerseits an bestimmte Sinnesnerven geknüpft sind, welche mit der Abtrennung des Vorderhirns der Zerstörung anheimfallen, wie die Reaktionen auf Geruchsempfindungen, und die anderseits eine umfassende Verbindung der gegenwärtigen Eindrücke mit früheren Erlebnissen voraussetzen, wie das Wiedererkennen von Personen, die Gefühle der Neigung und Abneigung, der Freude usw. Wenn man, im Widerspruch mit diesen Befunden an großhirnlosen Hunden, zuweilen nicht bloß bei Tieren, sondern auf Grund der Beobachtungen an hirnlosen Mißgeburten beim Menschen den Sitz der Gefühle und Affekte in das Mittel- und Zwischenhirngebiet verlegte, so ist das also offenbar ein Fehlschluß, der darauf beruht, daß man die in solchen Fällen erhalten gebliebenen mimischen Reflexe, die auf Geschmacksreize eintreten, auf begleitende Gefühle zurückbezog, was natürlich ebensowenig erlaubt ist, als wenn man irgend eine Reflexbewegung etwa deshalb, weil sie anscheinend zweckmäßig ist, ohne weiteres als eine bewußte willkürliche Handlung deuten wollte.

Neben dem Ergebnis, daß diese mittleren Hirngebiete bei Tieren im allgemeinen nicht bloß Zentren komplizierter Reflexe sind, sondern daß wir sie nach den geschilderten Erscheinungen zugleich als Mittelpunkte einfacherer psychisch motivierter Reaktionen betrachten müssen, lehrt nun aber die nähere Vergleichung, daß in dem zeitlichen Eintritt dieser Erscheinungen sehr bedeutende Verschiedenheiten obwalten. Bei den niedersten Wirbeltieren, den Fischen, bringt der Wegfall des Vorderhirns überhaupt keine wesentlichen Unterschiede in dem psychischen Verhalten der Tiere hervor. Auf einer etwas höheren Stufe, bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln, erscheinen die psychischen Funktionen zunächst unterbrochen, und die erhalten gebliebenen würden sich, da keine Spur einer dauernden Nachwirkung und nur in sehr geringem Maße eine Adaptation an neue Bedingungen zu bemerken ist, allenfalls als komplizierte Reflexe deuten lassen. Aber im Laufe der Zeit findet offenbar eine ziemlich vollständige Restitution der Funktionen statt. Das nämliche Bild bietet endlich in noch ausgeprägterem Maße das Säugetier: der Hinwegfall der psychischen Leistungen erscheint hier zuerst als ein noch vollständigerer, die Erholung bedarf einer längeren Zeit, und der psychische Defekt bleibt fortan deutlicher bemerkbar. Gleichwohl tritt auch hier eine weitgehende Restitution ein. Dabei ist für die Würdigung dieser Erscheinungen beachtenswert, daß alle die Symptome, die bei den höheren Säugetieren

dauernd verschwinden, wie Wiedererkennen, Äußerungen von Lust und Zuneigung, bei den niederen Tieren eben überhaupt nicht vorkommen. Nun läßt an und für sich diese allmähliche Wiederkehr seelischer Lebensäußerungen bei den mit einem entwickelteren Vorderhirn ausgestatteten Tieren eine doppelte Deutung zu: entweder kann die Operation irgend welche hemmende, etwa in der Verletzung der Teile begründete Wirkungen herbeiführen, die erst ausgeglichen werden müssen; oder aber es kann allmählich der gebliebene Hirnrest für einen Teil der Funktionen eintreten, den im unversehrten Tier das Vorderhirn besaß. Je nachdem man sich der ersten oder der zweiten dieser Interpretationen zuneigt, wird natürlich auch die Auffassung von der Bedeutung der Mittel- und Zwischenhirngebiete eine abweichende sein. Im ersten Fall würden diese Teile durch die ganze Wirbeltierreihe bis hinauf zu den Karnivoren einen wesentlichen Teil der Hirnfunktionen überhaupt erfüllen, denn sie würden ja bei jener Restitution nur in ihren ursprünglichen Besitz wieder eintreten. Im zweiten Fall würde ihre Leistung infolge der Restitution eine abnorm gesteigerte, weil teilweise vikariierende sein. Nun wird sich nicht leugnen lassen, daß vieles für die Mitwirkung des ersteren Momentes spricht. Starke operative Eingriffe beeinträchtigen erfahrungsgemäß, besonders auch bei den Zentralorganen, für eine gewisse Zeit die Funktionen. Gleichwohl ist es kaum wahrscheinlich, daß dieses Moment im vorliegenden Fall die Hauptrolle spielt. Dazu ist schon der Unterschied zwischen den nächsten Nachwirkungen des Verlustes und dem späteren Zustand ein zu auffallender und regelmäßiger. Auch stimmt damit kaum jene Abstufung in der Tierreihe, wonach, um hier von den Säugetieren abzusehen, z. B. beim Frosch eine beträchtliche Zeit verfließt, bevor eine volle Ausgleichung erkennbar ist, während diese bei den Fischen in der Regel sofort eintritt. Dazu kommt endlich, daß überhaupt beim Menschen wie bei den Tieren nach Verletzungen und Verlusten innerhalb der Zentralteile überall zahlreiche Erscheinungen auf die Möglichkeit umfangreicher Stellvertretungen hinweisen. Können wir dieser, wie sich unten zeigen wird, bei den Wechselbeziehungen der verschiedenen Gebiete des Großhirns nicht entbehren, so liegt es aber an und für sich sehr nahe, sie auch für die Beziehungen der verschiedenen Hirnteile zu einander zu statuieren. Dazu ist ja übrigens die allgemeine Möglichkeit schon darin gegeben, daß gerade Vierhügel und Thalami unmittelbare Zwischenstationen der Leitungsbahnen zwischen den peripheren Organen und der Großhirnrinde sind, Stationen, in denen die sensorischen Bahnen sämtlich, die motorischen zu einem wichtigen Teile durch eingeschobene Neuronenketten unterbrochen werden. Hiernach ergibt sich als allgemeiner genetischer Gesichtspunkt, dem sich die verschiedenen in der Wirbeltierreihe

zu beobachtenden Erscheinungen unterordnen lassen, der folgende. Auf den niedersten Stufen der Hirnentwicklung erscheint das Mittel- und Zwischenhirngebiet, vor allem, da das letztere zunächst noch zurücktritt, das erstere, als das Hauptzentralorgan, dem sich auf der einen Seite medulla oblongata und spinalis unterordnen, während ihm auf der andern als Anhangsgebilde das ursprünglich wohl aus der Sonderentwicklung des Olfactorius hervorgegangene Vorderhirn beigegeben ist. In der aufsteigenden Reihe der Wirbeltiere verbinden sich dann damit allmählich Vertretungen der in den lobi optici zusammengefaßten Leitungsbahnen in dem Vorderhirn als weitere übergeordnete Zentren. Im gleichen Maße gewinnen aber das Mittelhirn und das in seiner eigenen Entwicklung an das Auftreten des Vorderhirns gebundene Zwischenhirn die Bedeutung von Zwischenzentren, in denen teils von der Peripherie aus komplizierte Reflexe, teils vom Vorderhirn her Reaktionen, die auf einer umfassenderen Verknüpfung von Eindrücken beruhen, ausgelöst werden. Dabei bleibt jedoch bis zu den höheren Stufen der Entwicklung das Verhältnis bestehen, daß beim Wegfall der höheren Regulierungsvorrichtungen die niederen Zentren allmählich einen Teil der Autonomie wiedergewinnen können, die ihnen auf einer tieferen Stufe vollständig zukam. Dadurch kann es dann eintreten, daß diese Hirnteile in dem normalen Zusammenhang der Zentralorgane, solange sie also unter der Vorherrschaft des Vorderhirngebietes stehen, nur die Bedeutung komplexer Reflexzentren besitzen, daß sie aber beim Hinwegfall der höheren regulierenden Zentren den Charakter unabhängiger Zentren wieder annehmen, an deren Zusammenwirken psychische Funktionen gebunden sind.

Der hiernach diesem Hirngebiet unter allen Umständen zukommenden Bedeutung eines der Zusammenfassung der hauptsächlichsten Sinnes- und Bewegungsapparate bestimmten Zentrums entsprechen nun auch im allgemeinen die Symptome, die der direkten Entfernung oder Schädigung desselben zu folgen pflegen. Nach der sensorischen Seite ist die augenfälligste derselben die Erblindung, die bei den Säugetieren, übereinstimmend mit dem Verlauf der Optikusbahnen, an das vordere Vierhügelpaar und besonders an die äußeren Kniehöcker geknüpft ist. Bewegungsstörungen scheinen dagegen, wenn sich die Zerstörung auf die Vierhügel beschränkt, wenigstens bei den Säugetieren nur im Gebiet der Augen-, nicht der allgemeinen Körpermuskeln vorzukommen[1]. Dagegen treten die letzteren auffallend bei der Verletzung des Zwischenhirns hervor. Sie bestehen hier, wenn die Verletzung eine einseitige ist, in eigentümlichen Zwangsbewegungen, bei denen die Tiere, statt nach vorwärts

[1] BECHTEREW, PFLÜGERS Archiv, Bd. 33, S. 413.

zu gehen, eine Bewegung im Kreise ausführen: die sogenannte »Reitbahnbewegung« (mouvement de manège), die ähnlich übrigens auch noch nach Verletzung anderer Hirnteile, namentlich der Hirnschenkel und der Kleinhirnhälften, sowie auch nach einseitigen Zerstörungen der Bogengänge des Ohrlabyrinths beobachtet wird. Bei den niederen Wirbeltieren, z. B. beim Frosch, erfolgen die Kreisbewegungen stets nach der unverletzten Seite. Auch verhalten sich in bezug auf diese Bewegungsstörungen und ihre Richtung die Hauptganglien der Wirbellosen vollkommen analog dem Mittelhirn der niederen Wirbeltiere[1]. Bei den Säugetieren pflegt dagegen die Kreisbewegung nach der Seite der Verletzung zu gehen, wenn der vordere Teil des Thalamus getrennt wird, nach der unverletzten Seite, wenn die Trennung in den hinteren Teil desselben fällt. Auch werden Abweichungen in der tonischen Spannung der Körpermuskeln und infolge derselben Verkrümmungen bei ruhender Lage des Körpers beobachtet, die der Richtung jener Kreisbewegungen entsprechen[2]. Je nach besonderen Bedingungen können dann diese Kreisbewegungen wieder in verschiedener Form erfolgen: als Rollbewegungen um die Körperachse, als »Uhrzeigerbewegungen«, oder endlich als eigentliche »Reitbahnbewegungen«. Als ihre Bedingung läßt sich wohl stets eine asymmetrische Innervation ansehen, die aber wieder auf verschiedenen Ursachen beruhen kann, nämlich entweder auf einseitig verstärkter oder verminderter motorischer Innervation, oder aber auch auf asymmetrisch ausgelösten Reflexaktionen, die mit Sensibilitätsstörungen zusammenhängen. Welche dieser Bedingungen, oder welche Kombination derselben anzunehmen sei, läßt sich aber mit Sicherheit nicht entscheiden.

Neben diesen konstant eintretenden Bewegungsstörungen hat man sodann bei den höheren Säugetieren eine Verminderung oder Aufhebung der Sensibilität auf der der Verletzung gegenüberliegenden Seite wahrgenommen. Bei der Unsicherheit solcher Sensibilitätssymptome sind allerdings diese Resultate zweifelhaft[3]. Im ganzen wird man jedoch aus der Gesamtheit dieser Erscheinungen, zusammengehalten mit den kurze Zeit nach Wegnahme des Vorderhirns beobachteten Defekten sowie mit dem Verlauf der Leitungsbahnen, schließen dürfen, daß das Mittel- und Zwischenhirngebiet bei allen höheren Wirbeltieren eine wichtige Zwischenstation zwischen den tiefer liegenden Zentren und dem Vorderhirn ist, in der teils unabhängig von dem letzteren zusammengesetzte

---

[1] STEINER, Die Funktionen des Zentralnervensystems, III, S. 79 ff.
[2] SCHIFF, Lehrbuch der Physiologie, I, S. 343.
[3] FERRIER, Funktionen des Gehirns, S. 268. Anderseits konnte NOTHNAGEL selbst bei umfangreichen Zerstörungen der Thalami keine deutlichen Symptome konstatieren (VIRCHOWS Archiv, Bd. 58, S. 429, und Bd. 62, S. 203).

Reflexe, namentlich auch solche auf Gesichts- und Gehörsreize, teils umgekehrt vom Großhirn aus zentrifugale Erregungen ausgelöst werden können, deren Komponenten in diesen Zwischenzentren einander zweckmäßig zugeordnet sind. Nach den anatomischen Verhältnissen und den Erfolgen der partiellen Ausschaltungsversuche ist es wahrscheinlich, daß in den hinteren Vierhügeln hauptsächlich solche Zwischenstationen für das Acusticusgebiet, in den vorderen Vierhügeln und äußeren Kniehöckern für den Gesichtssinn, und endlich in den eigentlichen Thalamis solche für das große Gebiet des Tastsinnes gelegen sind. Infolge dieser Ansammlung von Knotenpunkten für die Funktionen aller Sinnesgebiete mit Ausnahme des Olfactorius und der ihnen zugeordneten Bewegungen ist dann das ganze Mittel- und Zwischenhirn, je nach der relativen Ausbildung, die es im Verhältnis zum Vorderhirn besitzt, nach Ausfall der Vorderhirnfunktionen selbständig fähig, wenn auch natürlich unter bleibendem Ausfall bestimmter, ausschließlich an das Großhirn gebundener Funktionen, die einheitliche Leitung der animalischen Lebensvorgänge zu übernehmen. Hiermit ist zugleich eine Entwicklung begleitender psychischer Vorgänge in der Form einer über eine gewisse Zeit sich erstreckenden Nachdauer von Empfindungseindrücken, einer Bildung zusammengesetzter, durch assoziative Prozesse vermittelter Wahrnehmungen, und einer Regulierung der Bewegungen nach solchen länger vorangegangenen Eindrücken gegeben. In diesem Fall verwandeln sich eben diese Reflex- und Übertragungszentren infolge der neu eintretenden Bedingungen in selbständige Direktionszentren niederen Wertes, wobei aber der Wertabstand von der Funktion der höheren Zentren, für die sie ersetzend eintreten, namentlich von der Ausbildung der letzteren abhängt.

Die Physiologie des Mittel- und Zwischenhirngebietes hatte lange Zeit unter dem Vorurteil zu leiden, daß man fortwährend nicht bloß eine Analogie, sondern im wesentlichen auch eine Gleichwertigkeit der Funktionen dieser Hirnteile durch das ganze Wirbeltierreich, namentlich also auch der Verhältnisse bei Tier und Mensch voraussetzte. Die ältere Methode der direkten Ausfallsversuche war nicht imstande, dieses Vorurteil zu beseitigen. Erst die Exstirpationsversuche am Vorderhirn selbst haben hier allmählich Wandel geschafft, und sie haben dabei freilich im Grunde einen andern Zweck erreicht, als zu dem sie ursprünglich bestimmt waren. Von Flourens bis auf Goltz hatte man diese Versuche zunächst ausgeführt, um mittels der eintretenden Ausfallssymptome eine genauere Vorstellung von der Funktion des Vorderhirns selbst zu gewinnen. Mehr und mehr stellte es sich aber gerade im Verlauf der von Goltz und seinen Schülern ausgeführten Versuche heraus, daß dieser direkte Zweck wegen der unmittelbaren und mittelbaren Folgen, die solche Operationen herbeiführen, und die die Vergleichung mit dem normalen Verhältnis keineswegs als ein bloßes Subtraktionsexempel zu behandeln gestatten, nur sehr unvollkommen oder gar nicht erreichbar ist, daß dagegen

alle diese Versuche sehr wichtige Aufschlüsse über die Funktionen geben, deren der gebliebene Rest fähig ist. So ist denn heute der Wert aller Enthirnungsversuche nicht mehr darin zu suchen, daß sie uns über die Funktionen der ausgefallenen Teile etwas wesentliches lehren, wohl aber darin, daß sie über die möglichen Funktionen der gebliebenen Aufschluß geben, wobei dann freilich aus den angegebenen Gründen nicht ohne weiteres diese Funktionen denen gleich zu setzen sind, welche die gleichen Teile im unverletzten Zusammenhang der Organe erfüllen. Gerade in dieser Beziehung sind nun zugleich die Verschiedenheiten in der Tierreihe, zunächst in den einzelnen Wirbeltierklassen, dann aber auch in einem gewissen Grade trotz der genetisch wesentlich abweichenden Bedeutung der Zentralteile doch auch bei den Wirbellosen, vielfach lichtbringend gewesen für die sehr viel komplizierteren Verhältnisse bei den höheren Säugetieren. Hier hat, nachdem die morphologischen Tatsachen solche Erwägungen schon nahegelegt hatten, namentlich J. Steiner auf Grund seiner Versuche an Fischen und am Frosch, denen er dann später auch solche an Reptilien und Wirbellosen folgen ließ, auf die so sehr verschiedene Dignität des Mittelhirns in der Wirbeltierreihe hingewiesen. Steiner hat dann freilich, indem er von den Rückenmarksfunktionen des alle weiteren Zentralorgane entbehrenden Amphioxus ausging, dieses ganze Verhältnis in eine allgemeine Theorie zusammengefaßt, die schon in ihrem Ausgangspunkte unsicher ist und dies dann noch mehr in ihrer Durchführung wird. Wie bei einem Anneliden die einzelnen Metameren und die ihnen entsprechenden Glieder der Bauchganglienkette einander gleichwertig sind, so daß ein beliebiges Stück des Wurms ebenso selbständig bewegungs- und, wie es scheint, auch empfindungsfähig bleibt wie das ganze Tier, so soll sich der Amphioxus verhalten, dessen Rückenmark lediglich aus einer Reihe gleichwertiger Glieder bestehe, denen ein höheres Zentrum übergeordnet sei. Dann trete, dieser Stufe am nächsten kommend, bei dem Urfisch, dem Hai, und hierauf, sich mehr und mehr davon entfernend, bei den andern Fischen das Rückenmark unter die zentrale Leitung des Mittelhirns, das nun durch die ganze Wirbeltierreihe der eigentlich leitende Zentralteil bleibe, während das Vorderhirn nur als eine Ergänzung zu betrachten sei. Erlange diese auch bei den Säugetieren ein bedeutendes Übergewicht, so bewahrten doch Mittel- und Zwischenhirn dadurch, daß sie die Zentren für die Regulation der sämtlichen Körperbewegungen enthielten, die Rolle des eigentlichen Zentralorgans. In diesem Sinne definiert Steiner den Begriff »Gehirn« als »das allgemeine Bewegungszentrum in Verbindung mit den Leistungen wenigstens eines der höheren Sinnesnerven«. Als das Kriterium des »allgemeinen Bewegungszentrums« betrachtet er aber das Eintreten einseitiger Zwangsbewegungen nach halbseitiger Verletzung desselben. Wo solche Kreisbewegungen von keinem Teil der Zentralorgane her ausgelöst werden können, da soll demnach überhaupt kein einheitliches, lenkendes Zentrum existieren, sondern das ganze Zentralorgan aus einer Anzahl gleichwertiger Metameren bestehen[1]. Nun bildet den Ausgangspunkt dieser theoretischen Betrachtungen offenbar das Verhalten der Anneliden, deren Körpersegmente nach ihrer Trennung selbständige Lebenseinheiten zu sein scheinen, die sich so gut wie das ganze, unverletzte Tier spontan weiterbewegen können. Auch werden nach der

[1] Steiner a. a. O. II, S. 106. III, S. 126. IV, S. 54 ff.

einseitigen Abtragung des Dorsalganglions bei ihnen keine Kreisbewegungen beobachtet. Daraus dürfte aber nur dies hervorgehen, daß dieses letztere Merkmal wahrscheinlich kein überall zutreffendes für die Existenz eines niederere Zentren beherrschenden leitenden Zentrums ist. Auf eine völlig unabhängige und gleichwertige Funktion sämtlicher Glieder der Bauchganglienkette der Anneliden könnte jedoch nur dann geschlossen werden, wenn sich die einzelnen Segmente, auch so lange sie mit dem Gesamtkörper zusammenhängen, ebenso unabhängig bewegten, wie sie es nach der Trennung tun. Da dies nicht der Fall ist, sondern da sich am unverletzten Tier die sämtlichen Metameren in genauer Koordination miteinander bewegen, so ist dagegen zu schließen, daß in ihm die sämtlichen Ganglien zu einer Einheit verbunden sind, in welcher, wie nach dem anatomischen Verhältnisse wohl anzunehmen ist, das Dorsalganglion die führende Rolle spielt, gerade so wie ja auch beim Amphioxus das Rückenmark unter der Lenkung seiner vordersten, dem Gehirn der Kranioten einigermaßen äquivalenten Teile zu stehen scheint. (Siehe oben S. 304.) Das Wort »Gehirn« ist zunächst ein aus der populären Sprache in die Wissenschaft übernommener Ausdruck, der darum in seinem gewöhnlichen Gebrauch überhaupt schwer zu definieren ist. Will man dies gleichwohl tun und mit der allgemeinen Bedeutung des Begriffs in Einklang bleiben, so wird man aber sagen müssen, daß das Gehirn der Wirbeltiere kein einzelnes Zentralorgan, sondern der Komplex derjenigen Zentralorgane ist, die bei der Leitung der animalen Funktionen beteiligt sind. In diesem Sinne haben Medulla oblongata, Mittel- und Zwischenhirn, Vorderhirn und Kleinhirn gleicherweise Anspruch auf den Namen Gehirn. Will man aber diesen Namen speziell auf die Zentralteile beschränken, die, wenn die andern hinwegfallen, noch selbständig eine, wenn auch reduzierte Erhaltung des animalen Lebens ermöglichen, so hat jedenfalls die Medulla oblongata denselben Anspruch wie das Mittel- und Zwischenhirn. Das Gehirn im ganzen ist eben nicht *ein* Zentrum, sondern ein Komplex von Zentren, die zugleich in dem Verhältnis zueinander stehen, daß, wenn eines derselben hinwegfällt, meist einen Teil seiner Funktionen ein anderes übernehmen kann.

In Anbetracht der großen Bedeutung, welche die Versuche an gänzlich des Großhirns beraubten Tieren, namentlich an höheren Säugetieren, nicht nur für die Leistungen der Zwischen- und Mittelhirnzentren, sondern auch für die allgemeinere Frage der funktionellen Vertretung höherer durch niedrigere Zentren besitzen, mögen hier noch einige nähere Angaben über die Erscheinungen folgen, die Goltz an demjenigen seiner gehirnlosen Hunde beobachtete, der am längsten die Operation überlebt hat[1]. Das Tier war am 27. Juni und 13. November 1889 in zwei Sitzungen der linken, am 17. Juni 1890 der ganzen rechten Hemisphäre beraubt worden. Es wurde am 31. Dezember 1891 zum Zweck der vorzunehmenden Obduktion getötet: diese bestätigte im allgemeinen die vollständige teils direkt, teils durch eingetretene Erweichungen sekundär erfolgte Beseitigung der Großhirnhemisphären. Das Tier hatte demnach über 18 Monate die letzte Operation überdauert. Unmittelbar nach dieser war es völlig bewegungslos geworden. Aber schon am dritten Tage stellte sich die spontane Bewegungsfähigkeit wieder her. Das Tier ging im Zimmer hin und her und vermochte in den Weg gestellten

[1] Goltz, Pflügers Archiv, Bd. 51, S. 520 ff.

Hindernissen auszuweichen, ohne erst gegen sie anzustoßen. Auf glattem Boden glitt es aus, richtete sich aber alsbald spontan wieder auf. Wurden die Fußzehen gewaltsam in eine falsche Lage gebracht, so verbesserte es beim Gehen sofort deren Stellung, um in normaler Weise mit der Fußsohle aufzutreten. Aus einer absichtlich angebrachten Versenkung hob der Hund das Bein, ohne in dieselbe hineinzufallen. Als er sich zufällig eine Verletzung der einen Hinterpfote zugezogen hatte, hob er bis zu erfolgter Heilung beim Gehen das verletzte Bein in die Höhe, ganz wie es normale Hunde zu tun pflegen. Der Tastsinn war abgestumpft; aber auf stärkere Tastreize reagierte das Tier, wobei freilich die Lokalisation der gereizten Stelle ziemlich unsicher blieb. Faßte man z. B. seinen linken Hinterfuß, so schnappte es zwar nach links, aber in der Regel in die Luft, ohne die fassende Hand zu erreichen. Auch die Empfindlichkeit des Gehörssinns war stark herabgesetzt; doch gelang es, durch starke Schalleindrücke das Tier aus dem Schlaf zu wecken. Geschmacksreize wurden empfunden. Während der Hund in Milch getauchtes Fleisch, das man ihm vor den Mund hielt, ergriff und zerkaute, spie er in Chininlösung getauchtes Fleisch unter Verzerrung des Mundes wieder aus. Der Geruchssinn war natürlich, da bei der Operation die Riechnerven zerstört waren, völlig aufgehoben. Nahrung nahm daher der Hund anfangs nur zu sich, wenn sie ihm in den Mund gesteckt wurde; später gewöhnte er sich daran, Fleischstücke zu ergreifen und zu verschlingen und Milch zu trinken, sobald seine Schnauze damit in Berührung gebracht wurde. Von der ihm so zugeführten festen oder flüssigen Nahrung fraß oder trank dann das Tier so lange, bis es gesättigt war, worauf es sich hinzulegen und einzuschlafen pflegte. Die Funktionen des Gesichtssinns äußerten sich, abgesehen von dem oben erwähnten Ausweichen vor Hindernissen, in der Reaktion der Pupille auf Lichtreize. Dagegen zeigte sich das Tier gegenüber drohenden Gebärden und Bewegungen oder gegenüber andern Tieren, die ihm entgegengehalten wurden, vollkommen unempfindlich. Damit zusammenhängend blieb es bis zum letzten Tage apathisch und stumpfsinnig. Von einem eigentlichen »Erkennen« und »Wiedererkennen« der Gegenstände war keine Rede. Die einzigen Gefühlsäußerungen bestanden in Knurren und Beißen bei starken Hautreizen und in unruhigeren Bewegungen bei Hunger. Immerhin zeigte sich die schon beim Ausweichen vor Hindernissen zutage tretende Anpassung der Bewegungen an die wechselnden Bedingungen der Sinneseindrücke in gesteigertem Maße bei dem folgenden Versuch. Aus zwei langen Brettern wurde ein blind endigender Gang hergerichtet, der ungefähr doppelt so lang wie das Tier und so eng war, daß es sich nicht umzudrehen vermochte. Als das Tier in diesen Gang hineingebracht war, ging es zunächst bis zum Ende desselben, richtete sich dann eine Zeitlang vergeblich an der Wand, auf die es stieß, in die Höhe, fing aber hierauf an rückwärts zu gehen und gelangte durch diesen Krebsgang schließlich ins Freie Dies ist wohl derjenige Versuch an dem großhirnlosen Tier, dessen Resultat einer sogenannten »Intelligenzäußerung« am nächsten zu kommen scheint. Nichtsdestoweniger wird auch in diesem Fall offenbar jenes Gebiet von Anpassungen der reagierenden Bewegungen an die Sinnesreize nicht überschritten, in dessen Grenzen es unstatthaft bleibt, von einer »Reflexion«, einer Wahl zwischen verschiedenen Möglichkeiten zu sprechen. Natürlich könnte man die Symptome selbst, für sich allein betrachtet, als Willkürhandlungen deuten.

Eine andere Frage ist es aber, ob der ganze Zusammenhang der Erscheinungen eine solche Deutung gestattet. Diese Frage wird man wohl aus demselben Grunde verneinen müssen, aus dem es z. B. nicht angeht, das Ausweichen vor Hindernissen auf ein eigentliches »Erkennen« der Objekte zu beziehen, welches letztere in diesem Fall durch andere Symptome widerlegt wird. Mit der Ausschließung eigentlicher Intelligenzäußerungen und Willkürhandlungen ist aber natürlich nicht gleichzeitig ausgeschlossen, daß die Handlungen des großhirnlosen Tieres zum Teil Bewußtseinsvorgänge sind. Daß sie als solche und in diesem Sinne nicht bloß als rein mechanische Reflexe gedeutet werden können, werden wir mindestens für in hohem Grade wahrscheinlich ansehen müssen. (Vgl. unten 6 und Abschn. V.)

b. Funktionen des Mittel- und Zwischenhirns beim Menschen.

Beim Menschen, dem in dieser Beziehung wohl die übrigen Primaten annähernd gleichzustellen sind, hat, wie wir sowohl nach den Verhältnissen der Leitungsbahnen wie nach den durch pathologische Defekte eintretenden Störungen annehmen dürfen, das in der Wirbeltierreihe mehr und mehr hervortretende Übergewicht des Vorderhirns eine Grenze erreicht, bei der jene Zentren ihre ursprüngliche relative Selbständigkeit am meisten eingebüßt haben. Freilich stehen uns auch beim Menschen Fälle, die einer völligen Ausschaltung des Vorderhirns bei dauernd erhaltener Funktion der mittleren Hirngebiete gleichkämen, aus begreiflichen Gründen nicht zu Gebote. Bei begrenzten Läsionen der Vier- und Sehhügel scheint aber hier eine Restitution der Funktionen durch Stellvertretung in koordinierten oder übergeordneten Hirnteilen in weitem Umfange möglich zu sein. Immerhin ist bei den Vierhügeln die enge Beziehung des vorderen Paares zu den Sehfunktionen an den Störungen der Augenbewegungen bemerklich, die die Läsionen dieser Teile begleiten, während optische Sensibilitätsstörungen beim Menschen hauptsächlich erst auftreten, wenn der Kniehöcker ergriffen ist. Dagegen sind in einzelnen Fällen, was gleichfalls mit den Verhältnissen der Leitungsbahnen zusammenstimmt, bei Verletzungen des hinteren Hügelpaares Gehörsstörungen wahrgenommen worden. Ebenso stimmt es sowohl zu den anatomischen Tatsachen wie zu den Ergebnissen der Tierversuche, dass bei Läsionen der Thalami bald Anästhesie bald Motilitätsstörungen oder beide in Verbindung miteinander vorkommen. Freilich spricht es zugleich für die umfangreichen Stellvertretungen, die hier gerade beim Menschen möglich sind, daß man solche Störungen zuweilen auch völlig symptomlos verlaufen sah[1]. Liegt hierin bereits ein quantitativer Unterschied gegenüber den viel intensiveren Ausfallserscheinungen bei Tieren,

---

[1] NOTHNAGEL, Topische Diagnostik, S. 204 ff. VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 586 ff.

so zeigt sich ein solcher auffallender noch in der weiteren Tatsache, daß gerade jene Erscheinungen, die bei den Tierversuchen von den Fischen bis herauf zu den Säugetieren die konstantesten Wirkungen einseitiger Läsionen dieses Gebietes sind, die zwangsmäßigen Kreisbewegungen, beim Menschen höchstens in schwachen Spuren, z. B. in der Form dauernder Ablenkungen der Augen oder einseitiger Ausführung mimischer Bewegungen, anzutreffen sind[1]. Zwei Momente scheinen hierbei bestimmend zu sein: einmal die willkürliche Unterdrückung der Symptome, und sodann die umfassenderen Selbstregulierungen und Stellvertretungen, die diesen Störungen im menschlichen Gehirn entgegenarbeiten. Beide Momente weisen darauf hin, daß zwar die Grundfunktionen dieses Hirngebietes beim Menschen mit denen übereinstimmen, die ihm in der ganzen Tierreihe zukommen, daß aber die relative Bedeutung derselben im Verhältnis zu den übergeordneten Hirnteilen eine geringwertigere geworden ist. Zusammengesetzte Reflexzentren für die hauptsächlichsten Sinnesgebiete, Gesichts-, Gehörs- und Tastsinn, und zusammenfassende Regulationszentren für die von den höheren Hirnteilen ausgehenden motorischen Erregungen sind sie geblieben. Aber neben ihnen haben andere Regulierungseinrichtungen sowie die selbständigen Auslösungsvorgänge innerhalb des Vorderhirns eine erhöhte Bedeutung gewonnen, so daß eine Übernahme psychischer Funktionsreste von seiten dieser Hirngebiete beim Hinwegfall der Vorderhirnteile, wie eine solche noch beim Hunde beobachtet wird, beim Menschen kaum wahrscheinlich sein dürfte.

c. Streifenhügel und Linsenkern.

Streifenhügel und Linsenkern gehören morphologisch zum Vorderhirn (S. 173 f.). Doch scheinen diese in ihrer Funktion noch wenig aufgeklärten Gebilde in die Tiefe verlegte Rindengebiete zu sein, die den Mittel- und Zwischenhirnganglien speziell zugeordnet sind, wie das schon in den umfangreichen Faserverbindungen, die sie besonders mit dem Thalamus darbieten, hervortritt (Fig. 74, S. 226). Für diese Auffassung sprechen nun auch die sowohl in Tierversuchen wie beim Menschen nach Läsionen dieser Gebilde beobachteten Erscheinungen. Sie bestehen durchweg in paralytischen Symptomen oder, wenn erregende Einwirkungen stattfinden, in gesteigerten Bewegungen. Auch hier werden aber wieder, namentlich beim Menschen, die Ausfallserscheinungen vorzugsweise bei rascher Entstehung der Läsionen beobachtet; langsam wachsende Geschwülste können unter Umständen ganz symptomlos verlaufen. Hastige Laufbewegungen hat ferner NOTHNAGEL nach mechanischer

[1] WERNICKE, Lehrbuch der Gehirnkrankheiten, Bd. 1, S. 370.

oder chemischer Reizung des gestreiften Kerns beim Kaninchen beobachtet[1]. Ähnliche sah schon MAGENDIE nach der völligen Abtragung der Streifenhügel[2]. Dagegen scheinen anästhetische Erscheinungen bei Verletzungen dieser Gebilde zu fehlen[3]. Bei den intensiven Störungen, welche rasch entstehenden Läsionen des Streifenhügels zu folgen pflegen, ist übrigens der Verdacht nicht ausgeschlossen, daß sie durch Einwirkungen auf die in der inneren Kapsel zur Großhirnrinde emporsteigenden Pyramidenbahnen verursacht seien. Abgesehen von den Beziehungen zu Mittel- und Zwischenhirn lassen endlich die anatomischen Tatsachen solche zum Kleinhirn annehmen. In der Tat hat man bei angeborenem Kleinhirnmangel zugleich Atrophie der Streifenhügel, besonders der Linsenkerne, beobachtet[4].

5. Funktionen des Kleinhirns.

Die Funktion des Kleinhirns gehört zu den dunkelsten Partien in der Physiologie der Zentralorgane. Schon die umfangreichen Verbindungen, in denen es mit zahlreichen andern Zentralteilen, mit dem verlängerten Mark, dem Mittel- und Zwischenhirn und vor allem mit der Großhirnrinde steht, machen dies begreiflich. Denn auf der einen Seite läßt sich infolge dieser Verhältnisse nur schwer bestimmen, ob zerstörende Einwirkungen, die andere Hirnteile treffen, zugleich Ausschaltungen der zugehörigen Kleinhirnfunktionen mit sich führen. Auf der andern Seite aber läßt sich ebensowenig mit Sicherheit ermessen, inwiefern die bei Läsionen und Defekten des Kleinhirns zu beobachtenden Störungen nicht dadurch verursacht sind, daß jene Hirnteile, mit denen es in Verbindung steht, dadurch indirekt ebenfalls betroffen werden. Dazu kommt, daß sich gerade beim Kleinhirn Kompensationen durch erhöhte oder stellvertretende Leistungen anderer Zentralteile in besonderem Maße geltend zu machen scheinen. Es liegen also hier ebensoviele Gründe zur Über- wie zur Unterschätzung der Bedeutung dieses Organes vor, und diese Unsicherheit wird nicht wenig durch die allen zentralen Ausfallserscheinungen eigene, in

---

[1] NOTHNAGEL, VIRCHOWS Archiv, Bd. 57, S. 209.

[2] MAGENDIE, Leçons sur les fonctions du système nerveux, T. 1, p. 280, Vgl. auch SCHIFF, Lehrbuch der Physiol. Bd. 1, S. 340.

[3] NOTHNAGEL, Topische Diagnostik, S. 262 ff. VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 584.

[4] FLECHSIG, Plan des menschl. Gehirns, S. 41. Die mehrfach, z. B. von HERMANN (PFLÜGERS Archiv, Bd. 10, 1874, S. 77), CARVILLE und DURET (Arch. de physiol. 1875, p. 352) u. A. beobachteten Bewegungsreaktionen nach Reizung des Corpus striatum sind ohne Zweifel auf eine Miterregung der vorüberziehenden Fasern der inneren Kapsel zu beziehen. Bei isolierter Reizung einzelner Punkte erwies sich der Streifenhügel als vollkommen unerregbar (ECKHARD, HERMANNS Handbuch der Physiologie, Bd. 2, II, 1879, S. 131 ff.).

diesem Fall aber besonders stark hervortretende Vieldeutigkeit der Symptome vergrößert.

Die Symptome selbst bestehen nun hauptsächlich in Bewegungsstörungen. Nach vollständiger Entfernung des Kleinhirns bei Tieren werden alle Bewegungen schwankend und unsicher, taumelnd oder zitternd, wobei jedoch der Einfluß des Willens auf die einzelnen Muskeln nicht aufgehoben ist. Nach der Durchschneidung einzelner Kleinhirnteile sowie der Kleinhirnstiele, die übrigens in ihren Ausstrahlungen bei allen tiefergehenden Verletzungen des Kleinhirns mitgetroffen werden, treten meist einseitige Bewegungsstörungen auf. Nach einem Schnitt durch die vorderste Gegend des Wurms pflegen die Tiere nach vorwärts zu fallen; bei ihren spontanen Bewegungen ist der Körper vorn übergeneigt, fortwährend zum wiederholten Fallen bereit. Ist der hintere Teil des Wurms durchschnitten, so wird der Körper nach rückwärts gebeugt, und es treten leicht Rückwärtsbewegungen ein. Ist die eine Seitenhälfte verletzt oder abgetragen, so fällt das Tier durch einseitige Kontraktion der entsprechenden Muskeln auf die der Verletzung entgegengesetzte Seite, und daran schließen sich meist heftige Drehbewegungen um die Körperachse. Außerdem bemerkt man im Moment des Schnitts konvulsivische Bewegungen der Augen, denen gewöhnlich eine dauernde Ablenkung nachfolgt. Diesen Ausfallssymptomen entsprechen im allgemeinen auch die bei elektrischer Erregung einzelner Teile der Kleinhirnrinde beobachteten Reizungserscheinungen: sie sind durchweg, wie jene, gleichseitige, im Unterschiede von den gekreuzt eintretenden Folgen der Großhirnverletzungen, und bestehen in krampfhaften Bewegungen des Kopfes, der Wirbelsäule, der Augen[1].

Den Beobachtungen an Tieren entsprechen die klinischen Erfahrungen beim Menschen. Bewegungsstörungen sind ebenfalls das konstanteste Symptom. Sie bestehen meist in unsicherem und schwankendem Gang, zuweilen auch in ähnlichen Bewegungen des Kopfes und der Augen; weniger scheinen die Vorderextremitäten ergriffen zu sein, und nur selten sind auch hier beim Menschen jene gewaltsamen Drehbewegungen beobachtet, die bei Tieren die einseitigen Verletzungen der Seitenteile oder

[1] LUCIANI, Il Cervelletto, nuovi studi, 1891, p. 49. Deutsch von FRAENKEL, 1893. Dazu: Das Kleinhirn, bearb. von BAGLIONI und WINTERSTEIN, in: Ergebnisse der Physiologie, III, 1904, S. 259 ff. Mit den Ergebnissen dieser eingehenden experimentellen Forschungen über das Kleinhirn stimmen im allgemeinen auch die Beobachtungen von NOTHNAGEL (VIRCHOWS Archiv, Bd. 68, S. 33), FERRIER (Funktionen des Gehirns, S. 108), BECHTEREW (PFLÜGERS Archiv, Bd. 39, S. 362) sowie die älteren von SCHIFF (Physiologie, Bd. 1, S. 353) überein. Nur über die Richtung der Zwangsbewegungen bei einseitigen Durchschneidungen divergieren zum Teil die Angaben, wahrscheinlich weil dabei die Kleinhirnstiele an verschiedenen Stellen getroffen wurden.

der mittleren Kleinhirnstiele begleiten[1]. Übrigens sind die Bewegungsstörungen beim Menschen dann am intensivsten, wenn der Wurm der Sitz des Leidens ist, wogegen namentlich beschränktere Veränderungen in einer der Hemisphären symptomlos verlaufen können. Nur bei völligem Wegfall dieser Teile oder in den seltenen Fällen von Atrophie des ganzen Organs scheinen tiefgreifende Störungen einzutreten, die dann aber nicht bloß die Bewegungen treffen und wegen ihrer komplizierten Beschaffenheit nur schwer eine Deutung zulassen[2]. Störungen der Sensibilität scheinen bei Affektionen, die auf das Kleinhirn beschränkt bleiben, sogar bei völliger Atrophie des Organs, nicht vorzukommen; ebensowenig sind psychische Störungen jemals beobachtet worden[3]. Ein charakteristisches subjektives Symptom dagegen, das sich an die Cerebellarerkrankungen des Menschen häufiger als an andere zentrale Störungen gebunden zeigt, ist der Schwindel, der die Bewegungsstörungen begleitet. Wahrscheinlich sind demnach auch die Schwindelanfälle, die ein durch das Hinterhaupt geleiteter starker galvanischer Strom beim gesunden Menschen hervorbringt, teilweise wenigstens durch den Einfluß auf das Cerebellum verursacht[4]. Ebenso ist eine Beteiligung des letzteren bei gewissen toxischen Einwirkungen, die Schwindel herbeiführen, zu vermuten[5]. Schwindelerscheinungen können aber im allgemeinen auf doppeltem Wege entstehen: erstens durch die Funktionsstörung bestimmter peripherer Sinnesapparate, deren Eindrücke das Zustandekommen solcher Empfindungen vermitteln, welche die Vorstellung des statischen Gleichgewichts des Körpers während der Ruhe und Bewegung hervorbringen; und zweitens durch zentrale Funktionsstörungen, die irgendwie geeignet sind, das normale Verhältnis zwischen den Sinneseindrücken und den Bewegungen oder Bewegungsvorstellungen zu verändern. Einen Sinnesapparat der ersteren Art werden wir später in den Ampullen und Bogengängen

[1] LUCIANI, Il Cervelletto, nuovi studi, 1891, p. 32. LADAME, Hirngeschwülste, S. 93. WERNICKE, Gehirnkrankheiten, Bd. 3, S. 353. VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 624.

[2] In einem Fall, in welchem das Kleinhirn und der Pons vollständig fehlten, waren willkürliche Bewegungen möglich, doch war große Muskelschwäche vorhanden, die Patientin fiel häufig, und ihre Intelligenz war sehr mangelhaft. (LONGET, Anatomie et physiol. du système nerveux, T. 1, p. 764.) Beobachtungen von KIRCHHOFF über einige Fälle von Atrophie und Sklerose des Kleinhirns stimmen damit im wesentlichen überein. (Archiv f. Psychiatrie, Bd. 12, S. 647 ff.) In einem Falle HITZIGS von übrigens nur teilweiser Atrophie war zwar die Intelligenz, nicht aber die Bewegung gestört. HITZIG selbst nimmt an, daß dabei umfangreiche Stellvertretungen, namentlich auch von Teilen des Großhirns aus, eingetreten seien. (Ebend. Bd. 15, S. 266 ff.)

[3] Vgl. z. B. FERRIER, Brain, vol. 14, 1894, p. 1 ff. H. MUNK, Sitzungsber. der Berliner Akademie, 26. April 1906, S. 453 ff.

[4] PURKINJE, RUSTS Magazin der Heilkunde, Bd. 23, 1827, S. 297. HITZIG, Das Gehirn, S. 196 ff. Der Schwindel, 1898. (S.-A. aus NOTHNAGELS Pathologie, Bd. 9.) S. 36 ff.

[5] Von FLOURENS, LUSSANA, RENZI wurden überdies nach starker Alkoholeinwirkung Blutergüsse im Cerebellum beobachtet. Siehe RENZI in SCHMIDTS Jahrb. Bd. 124, S. 158.

des Ohrlabyrinths kennen lernen[1]. Ihm gegenüber scheint das Kleinhirn zwar nicht ausschließlich, aber doch am häufigsten der zentrale Sitz von Schwindelsymptomen zu sein. Bei der räumlichen Nähe des Ohrlabyrinths und dieses Zentralorgans ist es begreiflich, daß beide Formen der Gleichgewichtsstörung schwer auseinander zu halten sind. Überdies stehen sie aber auch wohl in funktionellem Zusammenhang, da der Nervus vestibularis, der den Vorhof und die Bogengänge mit sensibeln Fasern versorgt, zahlreiche Vertretungen zum Kleinhirn entsendet[2]. Diese Beziehungen zum Bogenlabyrinth sind vielleicht am ehesten geeignet, den Einfluß des Kleinhirns auf die Körperbewegungen aufzuklären, wenn wir bedenken, daß das Kleinhirn von allen andern Sinnesgebieten und namentlich auch von den die räumliche Auffassung der Eindrücke vermittelnden, dem Gesichts- und Tastsinn, massenhafte Vertretungen aufnimmt. Wo nämlich der Entstehung des Schwindels bestimmt nachweisbare subjektive oder objektive Ursachen zugrunde liegen, da können diese in der Regel auf die allgemeine Bedingung zurückgeführt werden, daß die normale Zuordnung der Sinneseindrücke zu den Bewegungen des Körpers irgendwie gestört ist. Diese Störung kann aber im einzelnen wieder in sehr mannigfaltiger Weise sowohl zentral wie peripher veranlaßt sein. So schwindelt es dem Ungeübten beim Gehen auf dem Eise. Die Unsicherheit des Sehens, die bei Amblyopischen oder Schielenden oder auch bei normalsichtigen Menschen infolge der Verdeckung des einen Auges eintritt, ist nicht selten von Schwindel begleitet. Noch ausgeprägter stellt sich dieser bei den Gehbewegungen solcher ein, bei denen eine Degeneration der hinteren Rückenmarksstränge die Tastempfindungen abstumpft oder aufhebt. Indem hier der Patient den Widerstand des Bodens nicht mehr in gewohnter Weise empfindet, verliert er das Gleichgewicht: er wankt und sucht sich durch Balancieren mit den Armen vor dem Sturz zu bewahren[3]. Diese Erscheinungen beweisen zugleich, wie unerläßlich die Koordination der Sinneseindrücke und der Bewegungen für die richtige Ausführung nicht nur der unwillkürlichen, sondern auch der willkürlichen Bewegungen ist. Auch bei den letzteren ist ja im allgemeinen nur der Zweck, welcher erreicht werden soll, deutlich bewußt, während die Mittel, durch die dieser Zweck erreicht wird, dem Automatismus der zweckmäßig ineinander eingreifenden Bewegungen überlassen bleiben. Infolgedessen zeigt sich jeder einzelne Akt einer zusammengesetzten willkürlichen Handlung genau angepaßt den Eindrücken, die wir von unserm

---

[1] Vgl. Abschn. III.

[2] Bechterew, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark, S. 361.

[3] von Leyden und Goldscheider, Die Erkrankungen des Rückenmarks. Nothnagels Handbuch der Pathologie, Bd. 10, S. 149.

eigenen Körper und von den äußeren Objekten empfangen. Gemäß jener ausschließlichen Richtung der Willenshandlung auf den zu erreichenden Zweck nehmen aber jene die Bewegungen regulierenden Sinneseindrücke im allgemeinen nicht an der Vorstellung der Bewegung teil, und selbst der plötzliche Ausfall der regulierenden Eindrücke wird zumeist nur indirekt, durch die eintretende Störung der Bewegungen und die von ihr abhängigen subjektiven Erscheinungen, wahrgenommen.

Nun können irgend welche durch zentrale Ursachen veranlaßte Bewegungsstörungen im allgemeinen auf vierfache Weise zustande kommen: sie können erstens paralytische Erscheinungen sein, also auf einer partiellen Aufhebung willkürlicher Bewegungen beruhen, oder zweitens als rein anästhetische Symptome auftreten, oder drittens aus motorischen Koordinationsstörungen bestehen, oder endlich viertens auf einer gestörten Beziehung der Empfindungen zu den von ihnen abhängigen Bewegungen beruhen. Die erste dieser Möglichkeiten ist sofort ausgeschlossen, da paralytische Symptome nach Hinwegnahme des Kleinhirns oder einzelner Teile desselben nicht vorkommen; zudem wird nie infolge rein motorischer Lähmungen Schwindel beobachtet. Eher könnte man an die zweite denken. In der Tat ist dies insofern geschehen, als man in dem Kleinhirn ein Organ des sogenannten Muskelsinnes vermutete[1]. Aber auch diese Ansicht läßt sich kaum mit der Tatsache vereinigen, daß in den Fällen von Atrophie des Kleinhirns beim Menschen sowie nach der völligen Exstirpation desselben bei Tieren immerhin noch aktive Ortsbewegungen stattfinden können, die, wenn sie auch schwankend und unsicher sind, doch eine gewisse Empfindung in den Muskeln der Ortsbewegung voraussetzen lassen. Ebensowenig kann aber von einer Aufhebung anderer Empfindungen die Rede sein. Als motorisches Koordinationszentrum hat zuerst FLOURENS[2] das Kleinhirn gedeutet, und seine Anschauung hat bis in die neueste Zeit bei Physiologen wie Klinikern nachgewirkt. Aber dieser Begriff ist zunächst zu unbestimmt, um die spezifische Form der durch das Kleinhirn vermittelten Koordination zu charakterisieren, da es vom Rückenmark an kein einziges motorisches Zentralgebiet gibt, in dem nicht irgend eine Koordination von Bewegungen stattfände. Sodann sprechen auch hier die Schwindelerscheinungen gegen eine solche Deutung, da dieselben stets auf die Beteiligung irgend welcher Empfindungsstörungen hinweisen. So bleibt nur die vierte der obigen Annahmen als die wahrscheinlichste übrig, nach welcher durch

---

[1] LUSSANA, Journal de la physiol. t. 5, p. 418, t. 6, p. 169. LUSSANA et LEMOIGNE, Fisiologia dei centri nervosi, 1871, Vol. 2, 4. 219. LEWANDOWSKY, Archiv für Physiologie, 1903, S. 129 ff.

[2] FLOURENS, Recherches expérimentales[2], p. 28.

die Funktionshemmung des kleinen Gehirns die Einwirkung jener sensibeln Eindrücke gestört wird, welche unmittelbar auf die vom Großhirn ausgehende Bewegungsinnervation einen regulierenden Einfluß ausüben.

Durch diese Annahme würde es sich ohne weiteres erklären, daß die nach Läsionen des Kleinhirns eintretenden Störungen den durch partielle Anästhesie verursachten Symptomen verwandt sind, jedoch sich von ihnen wesentlich dadurch unterscheiden, daß bei den Cerebellarerscheinungen nirgends eine Aufhebung der Empfindungen zu beobachten ist. Da alle bewußten Empfindungen fortdauern, so kann aber nur ein Hinwegfall solcher Eindrücke angenommen werden, welche direkt und ohne vorherige Umsetzung in bewußte Empfindungen auf die Bewegungen einwirken. Ebensowenig werden die willkürlichen Bewegungen an sich aufgehoben, da selbst nach vollständiger Zerstörung des Cerebellum der Wille noch über jeden einzelnen Muskel seine Herrschaft ausüben kann. Hierdurch wird es wiederum begreiflich, daß sich die Störungen nach Kleinhirnverletzungen allmählich ausgleichen können. Diese Ausgleichung geschieht, indem die fortdauernden, durch die Sinneszentren des Großhirns vermittelten Empfindungen infolge ihrer Einwirkung auf die motorischen Zentren die Bewegungen neu regulieren. Aber eine gewisse schwerfällige Unsicherheit bleibt daher immer zurück. Man sieht es den Bewegungen an, daß sie zunächst aus einer Art Überlegung hervorgehen müssen, die ihrerseits erst allmählich einer gewissen Mechanisierung Platz macht. Jene unmittelbare Sicherheit der Bewegungen, wie sie das unverletzte Tier besitzt, ist verloren oder wird doch nur langsam durch eine länger dauernde neue Einübung einigermaßen wieder erworben. Auch hier kommt demnach das Prinzip der mehrfachen Vertretung der Körperteile im Gehirn zur Geltung. Das kleine Gehirn scheint der unmittelbaren Regulation der Willensbewegungen durch die Sinneseindrücke bestimmt zu sein. Es würde danach dasjenige Zentralorgan sein, welches die von der Großhirnrinde aus angeregten Bewegungen des tierischen Körpers in Einklang bringt mit der Lage desselben im Raume. Was uns die Anatomie über den Verlauf der ein- und austretenden Leitungswege gelehrt hat, steht in zureichender Übereinstimmung mit dieser Auffassung. In den unteren Kleinhirnstielen nimmt dieses Organ eine Vertretung der allgemeinen sensorischen Bahn auf, die von seiten des Sehnerven und der vordersten sensibeln Hirnnerven wahrscheinlich ergänzt wird durch Fasern, die im vorderen Marksegel und in den Bindearmen verlaufen. Seine obere Verbindung aber geschieht durch die Binde- und Brückenarme, durch die es teils mit den vorderen Hirnganglien, teils mit den verschiedensten Teilen der Großhirnrinde in Zu-

sammenhang steht[1]. Die umfangreichen Vertretungen des Hörnerven im Kleinhirn (Fig. 77, S. 231) lassen sich endlich wohl dem nämlichen Gesichtspunkt unterordnen. Denn wenn das Kleinhirn überhaupt jene sensorische Zweigbahn ablenkt, welche Eindrücke leitet, die von direktem, nicht erst durch bewußte Empfindungen vermitteltem Einfluß auf die Willensbewegungen sind, so scheint es dem ganz zu entsprechen, daß derjenige Sinnesnerv in der nämlichen Bahn vertreten ist, der bestimmten objektiven Sinneseindrücken eine spezifische Beziehung zur Bewegung gibt, da sich rhythmischen Schalleindrücken unsere Bewegungen unwillkürlich in entsprechendem Rhythmus anpassen.

Die Verhandlungen über die Funktionen des Kleinhirns sind gegenwärtig noch keineswegs zum Abschlusse gelangt. Nur darüber besteht wohl ziemlich allgemeine Übereinstimmung, daß dieses Organ, wie anatomisch, so auch funktionell den übrigen Gebieten des Zentralorgans, namentlich auch dem Großhirn in relativer Selbständigkeit gegenübersteht, so daß keine einzige Funktion, insbesondere also auch weder Empfindung noch Bewegung, sogar nach vollständiger Elimination des Organs ganz aufgehoben wird, daß aber tiefgreifende Störungen in der Koordination der Funktionen erfolgen. Eben wegen dieser relativen Selbständigkeit, die doch zugleich beim Menschen und bei den höheren Tieren mit einer wichtigen schon in der Struktur und Masse des Organs sich aussprechenden hohen Bedeutung desselben verbunden sein muß, hat nun aber eine nähere Bestimmung der Natur der vom Kleinhirn bewirkten »Koordinationen« oder »Regulationen« sehr große Schwierigkeiten, und es ist einigermaßen begreiflich, daß man sich manchmal noch ganz mit diesen unbestimmten Begriffen begnügt, die eben deshalb, weil sie mehr oder minder für jedes Zentralorgan zutreffen, ziemlich nichtssagend sind. In gerechtfertigter Opposition gegen diese Unbestimmtheit hat Luciani zunächst den entgegengesetzten Weg einzuschlagen gesucht, indem er die Erscheinungen möglichst nach ihren einzelnen Richtungen hin zu analysieren und auf gesonderte Symptomengruppen zurückzuführen unternahm. Demnach sind es hauptsächlich drei Ausfallssymptome, die er als die für die Cerebellarläsionen charakteristischen betrachtet: die Asthenie, Atonie und Astasie. Die Bewegungen entbehren der normalen Energie (Asthenie), der Muskeltonus ist vermindert (Atonie), und die Bewegungen sind unsicher, nicht zusammenstimmend (Astasie)[2]. Man hat gegen diese Charakteristik wohl nicht mit Unrecht bemerkt, daß die hier unterschiedenen Symptome zum Teil eng zusammenhängen, indem z. B. Atonie und Asthenie immer zusammen vorkommen[3]. Betrachtet man aber die erwähnten Ausdrücke lediglich als Kollektivbegriffe

[1] Bei der nahen Beziehung der Oliven zu den Leitungsbahnen des Kleinhirns (vgl. S. 168 ff.) ist es erklärlich, daß die Verletzung derselben ähnliche Bewegungsstörungen veranlaßt wie die des Kleinhirns selbst. In der Tat wurden solche von Bechterew beobachtet (Pflügers Archiv, Bd. 29, S. 257). Entsprechende Gleichgewichtsstörungen fand derselbe außerdem regelmäßig nach Verletzung der Wände des dritten Hirnventrikels. (Ebend. Bd. 31, S. 479.)

[2] Luciani, Das Kleinhirn, S. 282.

[3] Ferrier, Brain, Vol. 17, 1894, p. 1 ff.

für gewisse Teilzustände, so dürften sie in der Tat das Wesentliche der Cerebellarsymptome ausdrücken. Das Hauptgewicht für die Deutung der Erscheinungen ist jedoch zweifellos demjenigen unter diesen Begriffen beizulegen, welcher der am meisten charakteristische und freilich auch der komplizierteste ist: der »Astasie«. Dieses Verhältnis scheint mir nun LUCIANI dadurch einigermaßen verschoben zu haben, daß er eigentlich auf die beiden ersten, allerdings einer einfacheren Deutung fähigen Begriffe, die Asthenie und Atonie, das Hauptgewicht legt. Infolgedessen ist er geneigt, in dem Kleinhirn in erster Linie einen Apparat zur Erzeugung nervöser Kraft zu erblicken, ein »Hilfs- oder Verstärkungssystem« für das gesamte Cerebrospinalorgan, in welchem nicht besondere spezifische Funktionen ihren Sitz hätten, sondern welches das ganze Nervensystem in seinen Funktionen unterstütze. Damit bringt er auch die trophischen Störungen in Zusammenhang, die namentlich nach völliger Ausrottung des Kleinhirns nach längerer Zeit eintreten, und die in Muskelatrophie, Hautentzündungen, Decubitus u. dgl. zu bestehen pflegen. Nun sind diese Störungen sowie die vielleicht in einer gewissen Beziehung zu ihnen stehende auffallende Kraftlosigkeit der Bewegungen sicherlich sehr bemerkenswerte Symptome. Aber es bleibt doch die Möglichkeit, daß die »Atonie« und »Astasie« der Bewegungen miteinander zusammenhängende Erscheinungen sind, bei denen der Einfluß sensibler Eindrücke eine Rolle spielt. Sahen wir doch schon beim Rückenmark die Tonuserscheinungen eng an die dauernde Wirkung sensibler Eindrücke gebunden (S. 132). Trophische Störungen aber, wie sie nach den Ausrottungen des Cerebellum beobachtet werden, treten bei allen dauernden Innervationsstörungen, nach Lähmungen sensibler wie motorischer Nerven, ein, und es scheinen dabei stets direkte trophische Einflüsse der Nervenzentren und indirekte, die in der Aufhebung der Funktionen ihren Grund haben, zusammenzuwirken. LUCIANI legt besonderes Gewicht auf die von ihm beobachtete Tatsache, daß Hunde, denen das Kleinhirn zerstört war, ins Wasser geworfen noch regelrechte Schwimmbewegungen ausführten. Dieser Versuch bestätigt aber doch nur in einer sehr vollkommenen Weise, daß ohne Mithilfe des Kleinhirns alle Hauteindrücke empfunden und alle Ortsbewegungen willkürlich ausgeführt werden können. Gerade bei den Schwimmbewegungen wird nun unter Umständen eine fortwährende willkürliche Steuerung, die etwa unwillkürlich entstandene Inkoordinationen wieder ausgleicht, eintreten können, weil in diesem Fall jeder Nachlaß der Bewegung die Gefahr des Ertrinkens nach sich zieht. Das Tier, das bei seinen Gehbewegungen fortwährend taumelt, wird beim Schwimmen in jedem Moment genötigt, sich mit aller Anstrengung seines Willens über dem Wasser zu halten. Mit der hier vertretenen Auffassung von der Funktion des Kleinhirns, die im wesentlichen schon in der 1. Auflage des vorliegenden Werkes (S. 220) von mir entwickelt worden ist, stimmen namentlich auch die Ausführungen überein, die vom pathologischen Standpunkte aus KAHLER und PICK über das Verhältnis anderer Formen sogenannter Ataxie zu den cerebellaren Symptomen gegeben haben[1]. Auch nähern sich manche neuere Beobachter, wie HITZIG in seiner Interpretation der cerebellaren Schwindelsymptome sowie THOMAS in seiner Analyse der Erscheinungen bei Kleinhirn-

[1] KAHLER und PICK, Beiträge zur Pathologie und pathologischen Anatomie des Zentralnervensystems, 1879, S. 58.

verletzungen offenbar der gleichen Anschauung[1]. Für die Erklärung dieser sowie der Ausfallserscheinungen überhaupt dürfte aber vor allem der oben geltend gemachte Gesichtspunkt in Betracht kommen, daß bei den vom Großhirn ausgehenden Willensimpulsen die einzelnen zweckmäßigen Koordinationen und Regulationen der Bewegungen im allgemeinen stets unabhängig vom Willen, also automatisch erfolgen, und daß sie sich anderseits immer nach den einwirkenden Empfindungseindrücken richten müssen. Diese den Zentralorganen zugeführten Eindrücke mögen je nach Umständen zugleich deutlich oder dunkel oder in manchen Fällen auch gar nicht bewußt sein, jedenfalls setzen sie sich nicht erst im Bewußtsein in die nach ihnen sich richtenden Bewegungsimpulse um. Man könnte demnach vielleicht das Cerebellum geradezu als ein Hilfsorgan bezeichnen, welches das Großhirn von einer großen Zahl von Nebenfunktionen entlaste, die ursprünglich unter der fortwährenden Kontrolle des Willens eingeübt worden sind, und für die daher auch das Großhirn selbst immer wieder teilweise eintreten kann. Dabei mag dann aber jene erste Einübung hier, wie in manchen andern Fällen, ebensowohl erst während des individuellen Lebens wie in der vorausgegangenen Lebensgeschichte der Spezies erfolgt sein, die vor allem auch in der Organisation der Zentralteile ihre bleibenden Spuren zurückgelassen hat. Dem Cerebellum selbst irgendeine Beteiligung an den Bewußtseinsfunktionen oder gar ein niedrigeres Separatbewußtsein, ein sogenanntes »Unterbewußtsein« beizulegen, scheint mir damit ausgeschlossen zu sein. Denn eben jene Ausbildung zu einem sensumotorischen Regulationszentrum, bei der die den Endzwecken einer Willenshandlung sich anpassenden zweckmäßigen Zuordnungen der einzelnen Bewegungsakte zu den Empfindungseindrücken allmählich dem Bewußtsein entzogen werden, kann man sich im allgemeinen nur so denken, daß sich unter der Einwirkung bestimmt gerichteter cerebraler Innervationen ein automatisch funktionierender zentraler Mechanismus ausgebildet hat, bei dem nun immer die ersten auslösenden Impulse einem Hilfszentrum übermittelt werden, das automatisch funktionierende Selbstregulierungen enthält, die jede einzelne Bewegung den gerade stattfindenden Empfindungseindrücken anpassen. Dabei können natürlich diese Eindrücke entweder nebenbei durch ihre besondere Zuleitung zum Sinneszentrum auch zum Bewußtsein gelangen, oder sie können, weil eine solche Zuleitung nicht erfolgt, oder weil sie gehemmt wird, unbewußt bleiben, — für die Selbstregulierungen als solche ist dies gleichgültig. Wohl aber kann es infolge solcher direkt zum Großhirn gelangender und von ihm beantworteter Sensationen eintreten, daß Störungen in dem cerebellaren Mechanismus der sensumotorischen Selbstregulierungen wieder ausgeglichen werden. Namentlich wird dies so lange möglich sein, als die Läsionen nur partielle sind, also neue Einübungen und Zuordnungen sich ausbilden können, wogegen allerdings bei völliger Ausschaltung des Kleinhirns immer nur eine Milderung der Symptome durch die fortwährende Hintanhaltung der Störungen mittels stärkerer Inanspruchnahme der cerebralen Funktionen geschehen kann. Wie man sich nun freilich diese mutmaßlich durch das Kleinhirn vermittelten Selbstregulierungen der Willensbewegungen näher denken soll, diese Frage ist um so schwerer zu beantworten, je mehr über den Richtungen und Endigungen der im Kleinhirn sich begegnenden Leitungswege noch manches Dunkel schwebt.

[1] Hitzig, Der Schwindel, S. 42 ff. A. Thomas, Le Cervelet, 1897, p. 325.

Geht man von der zunächst durch die anatomischen Verhältnisse nahegelegten Voraussetzung aus, daß dieses Organ einerseits zentripetale, der Gesamtheit der sensibeln Körperteile entstammende Bahnen aufnimmt, und anderseits intrazentrale, aber in bezug auf das Cerebellum selbst zentrifugale Bahnen zu den sämtlichen zentromotorischen Regionen der Großhirnrinde entsendet, so kann man sich vorstellen, im Kleinhirn würden die bei einer Bewegung wirksamen sensorischen Komponenten (namentlich Tast- und Bewegungsempfindungen) zu einer Resultanten vereinigt, worauf dann diese, zur Großhirnrinde fortgeleitet, in die hier wirksamen zentromotorischen Auslösungsprozesse eingreife. So ist z. B. der reguläre Verlauf der Gehbewegungen durchaus daran gebunden, daß die bei jedem einzelnen Schritt durch die Bewegung selbst erzeugten Empfindungseindrücke in regelmäßiger Folge sich wiederholen. Denken wir uns nun, eine solche rhythmische Folge sammle sich zu einer in die Willensimpulse automatisch eingreifenden Resultanten, die so lange sich gleich bleibt, als sich ihre Komponenten unverändert erhalten, während sie mit den letzteren sofort in entsprechendem Sinne abweicht, so würde darin physiologisch ein Mechanismus der Selbstregulierung gegeben sein, der die zentromotorischen Funktionen der Großhirnzentren gleichzeitig unterstützt und entlastet, und es würde daraus psychologisch die automatische, unbewußte Natur dieser Selbstregulierungen unserer Bewegungen, die doch zugleich dem Eingreifen willkürlicher Korrekturen und Neueinübungen Raum läßt, verständlich[1].

Neben dem Einfluß auf die Körperbewegungen, über deren Vorhandensein trotz verschiedener Deutungen kein Zweifel besteht, sind dem Kleinhirn zuweilen auch noch ganz andere Funktionen zugeschrieben worden. So war man auf Grund der beim Mangel des Kleinhirns beobachteten Intelligenzstörungen (S. 235 f.) und vielleicht auch im Hinblick auf die anatomische Tatsache, daß das Kleinhirn in den Brückenarmen mächtige Verbindungen mit dem Vorderhirn eingeht, manchmal geneigt, demselben eine Mitwirkung bei den sogenannten intellektuellen Funktionen zuzuschreiben. Doch stehen dieser Annahme, abgesehen von jenen vereinzelten Beobachtungen, die sehr wohl auf begleitenden Veränderungen anderer Hirngebiete beruhen können, keine bestimmteren Anhaltspunkte zur Seite. Ebenso ist die Ansicht Galls und seiner Schüler, daß das kleine Gehirn zu den Geschlechtsfunktionen in Beziehung stehe, gegenwärtig ziemlich allgemein aufgegeben[2]. Die kritiklose Weise, in welcher schon bei Gall und noch mehr bei den ihm folgenden Phrenologen, wie Combe, Zitate aus älteren Schriftstellern, mangelhaft untersuchte Krankheitsfälle und der Selbsttäuschung dringend verdächtige Beobachtungen zu einem Beweismaterial angehäuft werden, das lediglich durch seine Masse imponieren soll, würde selbst dann die Berücksichtigung verbieten, wenn nicht allen diesen Arbeiten von Anfang bis zu Ende die Voreingenommenheit des Urteils aufgeprägt wäre. Allerdings muß bemerkt werden, daß gelegentlich auch Beobachter, denen eine ähnliche Befangenheit nicht zugeschrieben werden kann, wie R. Wagner[3] und Lussana[4], eine solche Beziehung des

[1] Vgl. dazu die Lehre von den Willenshandlungen in Abschn. IV.
[2] Gall, Anatomie et physiol. du système nerveux, tom. 3, 1818, p. 85. Combe, On the functions of the Cerebellum, 1838.
[3] R. Wagner, Göttinger Nachrichten, 1860, S. 32.
[4] Lussana, Journ. de la physiol., tom. 5, p. 140.

Kleinhirns zu den Geschlechtsfunktionen für möglich hielten. Doch ist der Standpunkt dieser Beobachter dabei im allgemeinen der, daß sie die Annahme der Phrenologen nicht mit Sicherheit für widerlegbar halten. Diese negative Instanz ist aber natürlich kein haltbares Argument, und die Unsicherheit, in der sich unsere Kenntnis dieses Organs überhaupt befindet, führt selbstverständlich auch die Folge mit sich, daß irgendwelche Vermutungen über dessen Funktionen nicht leicht mit apodiktischer Sicherheit widerlegt werden können. Damit hören sie nicht auf, leere Vermutungen zu sein[1]. Auch stehen jenem Argument aus dem Nichtbeweis des Gegenteils doch zureichende positive Instanzen sowohl von experimenteller wie von pathologischer Seite gegenüber. So konnte Luciani bei Hunden das Kleinhirn vollständig exstirpieren, ohne daß eine Störung des Geschlechtstriebes eintrat; manchmal war sogar eine Steigerung der Brunsterscheinungen zu beobachten[2]. Ferner hat die Statistik der Kleinhirntumoren beim Menschen die Ansicht der Phrenologen nicht im geringsten bestätigt[3]. Nicht minder fehlt in der Symptomatologie der Kleinhirnaffektionen, soweit sie objektiv auf Grund der Beobachtungen gegeben wird, jede hierher zu beziehende Andeutung[4]. Da übrigens nach allem dem die motorischen Störungen, die man nach Exstirpationen und Durchschneidungen des Kleinhirns beobachtet, manchen Physiologen doch nicht genügen, um seinen wunderbar komplizierten Bau begreiflich zu finden, so ist man gelegentlich immer wieder auf die Vermutung verfallen, es möge doch am Ende noch irgendeine geheimnisvolle Beziehung dieses Organs zu den psychischen Funktionen vorhanden sein. So schließt Luciani eine seiner letzten Arbeiten über das Kleinhirn mit den Worten: »Gewiß werden wir vieles von den künftigen Fortschritten der experimentellen Methoden erwarten dürfen. Aber die intimeren Verrichtungen des Kleinhirns, jene, die in dem Dunkel des Unterbewußtseins verborgen sind, dem wir vielleicht die genialsten Produkte bewußter Geistestätigkeit verdanken, sind und bleiben unbekannt, da sie mit den gewöhnlichen Untersuchungsmethoden der Physiologie unerforschbar sind«[5]. Wenn ein Physiologe vom »Unterbewußtsein« zu sprechen beginnt, so kann man sicher sein, daß er zu phantasieren anfängt, was leider vielfach noch immer nicht bloß mit Philosophieren, sondern auch mit Psychologie für identisch gilt.

---

[1] Über die Phrenologie überhaupt vgl. unten 6.

[2] Luciani, Das Kleinhirn, S. 198. Vgl. a. Ferrier, Die Funktionen des Gehirns, S. 131 ff.

[3] Ladame, Hirngeschwülste, S. 99.

[4] Vgl. z. B. Nothnagel, Topische Diagnostik, S. 78 ff. von Monakow, Gehirnpathologie, S. 635 ff.

[5] Luciani, Das Kleinhirn, in: Ergebnisse der Physiologie, III, 2, 1904, S. 338. Über die Annahme eines sogenannten »Unterbewußtseins« vgl. übrigens unten 6.

6. Funktionen der Großhirnhemisphären.

a. Ausfallserscheinungen nach teilweiser Zerstörung des Vorderhirns.

Die Beobachtungen über die nach dem Wegfall des Vorderhirns übrigbleibenden psychophysischen Leistungen, denen wir größtenteils unsere Kenntnis der Funktionen des Mittel- und Zwischenhirns verdanken (S. 311 ff.), lassen sich selbstverständlich auch verwerten, um aus ihnen auf die Funktionen der Großhirnhemisphären selbst Rückschlüsse zu machen. In der Tat hat man jene Ergebnisse häufiger in diesem letzteren, als in dem ersteren Sinne angewandt. Doch ist es klar, daß das positive Urteil über den Verbleib gewisser Leistungen sicherer und bestimmter ist als das negative über den Wegfall solcher. Zudem machen sich gerade beim Vorderhirn einerseits die indirekten, durch die Ausbreitung von Erregungs- oder Hemmungswirkungen hervorgerufenen Störungen, die unmittelbar einem Eingriffe folgen, und anderseits die allmählich eintretenden Erscheinungen der Kompensation und der Stellvertretung offenbar in viel höherem Grade geltend als bei den weiter zurückliegenden Hirnteilen. In Anbetracht dieser Momente sind daher auch die Ausfallserscheinungen, die infolge von Defekten einzelner Teile der Großhirnhemisphären beobachtet werden, nicht ohne weiteres zu Schlüssen über die Funktion dieser Teile überhaupt zu verwerten. Sowohl der physiologische Versuch wie die pathologische Beobachtung zeigen nämlich, daß örtlich beschränkte Läsionen der Hirnlappen ohne wahrnehmbare Veränderungen der Funktionen vorkommen können. Nur dann, wenn die Abtragung in weitem Umfange erfolgt, erscheinen die Tiere schwerfälliger, stumpfsinniger: aber auch diese Veränderung schwindet mit der Zeit, bei den niederen Wirbeltieren sehr rasch, bei den höheren allmählich, und bis hinauf zu den Karnivoren kann sie, so lange nur ein kleiner Rest des Großhirns geblieben ist, scheinbar einer vollständigen Restitution der Funktionen Platz machen. Eine Taube, der man beträchtliche Teile der Großhirnlappen entfernt hat, ist nach Tagen oder Wochen nicht mehr von einem normalen Tier zu unterscheiden. Bei Kaninchen und noch mehr bei Hunden ist der Stumpfsinn, die allgemeine Trägheit der Bewegungen deutlicher als bei Vögeln. Selbst bei Menschen sieht man zwar örtlich beschränkte Texturveränderungen, wenn sie allmählich enstanden, zuweilen symptomlos verlaufen; ausgebreitetere Verletzungen sind aber freilich hier stets von bleibenden Störungen der willkürlichen Bewegung, der Sinne oder der psychischen Funktionen begleitet[1].

[1] LADAME, Hirngeschwülste, S. 186 f. NOTHNAGEL, Topische Diagnostik der Gehirnkrankheiten, S. 435 ff. VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 376 ff.

Von besonderem Interesse sind diese Ausfallserscheinungen und ihre Kompensationen dann, wenn sie an die Beseitigung bestimmter größerer Hirnteile geknüpft sind. Selbst bei großen Substanzverlusten kann auch hier eine sehr vollständige Restitution der Funktionen eintreten. So unterschieden sich Hunde, denen GOLTZ die eine Großhirnhälfte völlig entfernt hatte, mehrere Monate nach der Operation in ihrem Verhalten kaum von normalen Tieren[1]. Nur die Hautempfindlichkeit war auf der der Operation entgegengesetzten Seite vermindert, und wenn das Tier zwischen den Bewegungen seiner Extremitäten frei wählen konnte, vermied es meist den Gebrauch der Muskeln der gekreuzten Seite. Auch waren die Gesichts- und Gehörswahrnehmungen unsicher geworden, wenngleich keineswegs ganz aufgehoben[2]. Versuche mit ähnlichem Erfolg führte GOLTZ später an einem Affen (Rhesus) aus, dem die eine Hemisphäre zum größten Teile entfernt worden war[3]. Empfindlichere Störungen, bei denen zugleich die Symptome bestimmte Richtungen erkennen lassen, treten ein, wenn bei Tieren beiderseits ein größerer Teil des Großhirns entfernt wird. So zeigten Hunde, deren beide Stirnlappen abgetragen waren, vor allem Störungen der Bewegung. Diese wurde plump und ungeschickt, ohne daß übrigens die Bewegungsfähigkeit aufgehoben war. Die Sinnesempfindungen zeigten sich unverändert. Dagegen traten nach der Exstirpation der beiden Hinterhauptslappen Sehstörungen hervor, die jedoch nicht sowohl in einer Aufhebung der Lichtempfindlichkeit als vielmehr in einer beträchtlichen Herabsetzung der Wahrnehmungsfunktionen zu bestehen schienen (vgl. oben S. 245). In beiden Fällen, sowohl bei der Wegnahme der Stirn- wie der Hinterhauptslappen, schien zugleich die Intelligenz der Tiere etwas herabgesetzt, doch war sie nie ganz aufgehoben, und ebenso blieben Symptome von Affekten der Neigung oder Abneigung in der Regel erhalten, so daß sie sich in dieser Beziehung doch wesentlich von dem gänzlich des Großhirns beraubten Hunde unterschieden. (Vgl. oben S. 313, 320 f.) Zugleich war der Charakter der Affektstörungen eigentümlich verschieden bei der Entfernung der Stirn- und der Hinterhauptslappen: dort erschienen die Tiere reizbarer, was vielleicht mit gleichzeitigen hyperästhetischen Symptomen zusammenhing; hier wurden sie, wahrscheinlich infolge der partiellen Anästhesie, apathisch, bissige Hunde wurden scheinbar gutmütig, freilich aber auch teilnahmlos[4].

Auch die beim Menschen nach umfangreicheren Defekten wahrgenommenen Störungen scheinen im wesentlichen den an operierten Tieren beobach-

---

[1] GOLTZ, PFLÜGERS Archiv, Bd. 42, 1886, S. 484.
[2] LOEB, ebend. Bd. 34, 1884, S. 67.
[3] GOLTZ, ebend. Bd. 56, 1899, S. 411.
[4] GOLTZ, ebend. Bd. 34, 1884, S. 450, Bd. 42, 1888, S. 439.

teten ähnlich zu sein. Vor allem gilt dies von der vollständigen Zerstörung der einen Hirnhälfte. Hier verzeichnet die pathologische Literatur mehrere Fälle, in denen eine solche infolge äußerer Verletzungen oder krankhafter Veränderungen eingetreten war und das Leben noch längere Zeit erhalten blieb. Während nun dabei die dem Defekt entgegengesetzten Körperteile wegen der Kreuzung der Leitungsbahnen vollständig gelähmt blieben, ließen die intellektuellen Funktionen angeblich keine merkliche Veränderung erkennen. Nur Unfähigkeit zu geistigen Anstrengungen und ungewöhnlich rasche geistige Ermüdbarkeit werden hervorgehoben[1]. Leider fehlen jedoch in diesen Fällen, die der älteren medizinischen Literatur angehören, genauere Funktionsprüfungen, so daß aus ihnen wohl nur im allgemeinen auf eine ähnliche unvollständige Kompensation der Störungen geschlossen werden kann, wie sie in den entsprechenden Tierversuchen beobachtet wurde. Ebenso scheinen auch die nach dem Wegfall der vorderen oder der hinteren Hirnteile eintretenden Ausfallssymptome sowohl in bezug auf die Störung der Bewegungs- und Empfindungsfähigkeit, wie in psychischer Beziehung ähnliche Unterschiede zu zeigen, wie sie die Tierversuche ergeben. Doch ist in Anbetracht der in diesem Fall viel komplexeren Natur der Störungen die psychologische Analyse der letzteren in der Regel zu mangelhaft, um zureichende Schlüsse zu gestatten. Um so deutlicher heben sich hier gewisse Territorien der Großhirnrinde durch ihre Beziehung zu bestimmten zusammengesetzten psychophysischen Leistungen hervor, auf die, weil sie bis jetzt die einzigen Beispiele bieten, in denen eine eingehendere Funktionsanalyse möglich ist, unten näher eingegangen werden soll[2].

Alle diese Beobachtungen, die sich auf die Folgen mehr oder minder ausgedehnter Großhirnläsionen beziehen, sind, wie man sieht, nur von verhältnismäßig geringer Bedeutung sowohl für die Beurteilung der Leistungen der Großhirnhemisphären wie für die der einzelnen Teile derselben. Ihr Hauptinteresse besteht eigentlich darin, daß sie auf sehr vollkommene Einrichtungen der Kompensation der Störungen hinweisen. Wie bei den niedereren Wirbeltieren und selbst noch bei vielen Säugetieren sogar nach Wegfall des ganzen Vorderhirns eine solche Kompensation dadurch möglich ist, daß Zwischen- und Mittelhirn in gesteigerter und verselbständigter Funktion für dasselbe eintreten, so sind offenbar diese Stellvertretungen innerhalb der Großhirnhemisphären selbst noch viel vollkommener, und sie können unter günstigen Umständen sogar beim Menschen ansehnliche Defekte mehr oder minder vollständig ausgleichen. Hieraus ergibt

[1] Longet, Anatomie und Physiologie des Nervensystems, übersetzt von Hein, Bd. 1, S. 539 ff.

[2] Vgl. die Erörterungen über das Seh-, Sprach- und Apperzeptionszentrum unten Nr. 7.

sich dann freilich zugleich, daß die definitiven Ausfallserscheinungen nach partiellen Läsionen der Großhirnhemisphären nur in sehr bedingter Weise verwertbar sind, und daß man daher für die Untersuchung der einzelnen Funktionsgebiete des Großhirns vielmehr auf die vorübergehenden Störungen nach Läsionen der Hirnrinde, als auf die dauernd zurückbleibenden angewiesen ist, wie sich speziell bei der Analyse der Seh- und Sprachfunktionen noch näher zeigen wird.

b. Ausfallserscheinungen nach totalem Verlust der Großhirnhemisphären.

Sind die nach dem Wegfall einzelner Hirnteile zurückbleibenden Ausfallserscheinungen wegen der unberechenbaren Einflüsse der Kompensation von zweifelhafter Bedeutung, so besitzen nun ihnen gegenüber die dem totalen Verlust des Vorderhirns folgenden Symptome immerhin bei allen den Tieren, bei denen nicht auch dieser Defekt durch die stellvertretende Funktion des Mittel- und Zwischenhirns gedeckt werden kann, den Wert definitiver Ergebnisse. Freilich aber lassen die bleibenden Ausfallssymptome, die in diesen Fällen zur Beobachtung kommen, wiederum wegen der höchst zusammengesetzten Natur des Eingriffs nur sehr allgemeine und darum unbestimmte Schlüsse zu. Dies gilt um so mehr, als die nach der Entfernung des Vorderhirns zurückbleibenden psychophysischen Leistungen nicht bloß deshalb die Beurteilung erschweren können, weil es ungewiß bleibt, inwieweit sie selbst erst einer Kompensation der Funktionen ihren Ursprung verdanken, sondern zum Teil auch deshalb, weil die Unterscheidung zwischen komplizierteren Reflexen, die ohne jede Begleitung bewußter Empfindungen zustande kommen, und solchen Reaktionen, die aus Anlaß von Empfindungen und Sinneswahrnehmungen erfolgen, sehr schwierig, ja in vielen Fällen wohl unmöglich ist. Somit ist man hier stets auf das negative Ergebnis angewiesen, daß diejenigen Funktionen aller Wahrscheinlichkeit nach ausschließlich an das Vorderhirn gebunden sind, die nach dessen Beseitigung dauernd hinwegfallen, während die Bedeutung der vorübergehend gestörten und sich wiederherstellenden Leistungen wegen der Unmöglichkeit, den Umfang der Kompensationen zu bemessen, zweifelhaft bleibt. Nun sahen wir, daß Vögel, Kaninchen und selbst Hunde im großhirnlosen Zustand nicht bloß zweckmäßig auf Tast- und Gesichtsreize reagieren, sondern auch ihre Bewegungen ebenso wie normale Tiere den äußeren Eindrücken anpassen. Sie weichen Hindernissen aus, sie vermögen durch Balancieren das Körpergleichgewicht herzustellen u. dergl.; ja sie vollziehen anscheinend spontan Bewegungen, indem sie hin- und herlaufen, vorgehaltene Nahrung ergreifen und verschlingen, und sie reagieren auf starke Empfindungsreize durch Schmerz-

äußerungen[1]. Demgemäß erscheinen sie im vollen Besitz der Sinnes- und der Bewegungsfunktionen. Dagegen fehlen alle intellektuellen Äußerungen sowie der Ausdruck der Freude und anderer zusammengesetzter Affekte. Auch sind die spontanen Bewegungen einförmiger und beschränkter als die eines unversehrten Tieres (vgl. oben S. 314). Somit führen diese endgültigen Ausfallserscheinungen zu dem allgemeinen und freilich zugleich unbestimmten Resultat, daß die Intelligenz, die höheren Gemütsbewegungen und die zusammengesetzten Willenshandlungen an die Großhirnhemisphären gebunden sind. Unbestimmt ist dieses Resultat aber deshalb, weil erstens die psychologischen Begriffe, die in jene Funktionsbestimmung eingehen, einer genaueren psychologischen Definition bedürfen, ehe sich ein exakter Begriff mit ihnen verbinden läßt, und weil zweitens auch ohne eine solche Definition ersichtlich ist, daß eine absolute Grenzbestimmung der Intelligenz sowie der zusammengesetzten Gemütsbewegungen und Willensvorgänge gegenüber den niedereren Vorgängen gleicher Art, die möglicherweise auch nach dem Wegfall des Vorderhirns noch fortbestehen können, schwer ausführbar ist. Jedenfalls muß aber auch sie, sofern sie ausführbar sein sollte, der eingehenden psychologischen Analyse dieser Vorgänge überlassen bleiben[2].

c. Vergleichend anatomische und anthropologische Resultate.

Das allgemeine Resultat der Ausfallserscheinungen, daß die physiologischen Funktionen der Großhirnhemisphären zu den intellektuellen Leistungen sowie zu den zusammengesetzten Gemütsbewegungen und Willensvorgängen in nächster Beziehung stehen, wird im allgemeinen unterstützt durch die Tatsachen der vergleichenden Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Anthropologie. Die vergleichende Anatomie zeigt, daß die Maße der Großhirnlappen und namentlich ihre Oberflächenfaltung durch Furchen und Windungen mit der steigenden Intelligenz der Tiere zunimmt. Dieser Satz wird aber allerdings durch die Bedingung eingeschränkt, daß beide Momente, Maße und Faltung der Oberfläche, in erster Linie von der Körpergröße abhängen. Bei den größten Tieren sind die Hemisphären absolut, bei den kleinsten relativ, d. h. im Verhältnis zum Körpergewicht, größer, und die Faltungen nehmen, wie aus der relativen Abnahme der Oberfläche bei wachsendem Volum eines Organs verständlich ist, mit der Gehirngröße zu: alle sehr großen Tiere haben daher stark gefurchte Hirn-

[1] Vgl. oben S. 312 ff.
[2] Vgl. unten Abschnitt IV und V.

lappen[1]. Außerdem ist die Organisation von wesentlichem Einflusse. Unter den auf dem Lande lebenden Säugetieren besitzen die Insektivoren das windungsärmste, die Herbivoren das windungsreichste Gehirn, in der Mitte stehen die Karnivoren; die meerbewohnenden Säugetiere sind, obgleich Fleischfresser, den Herbivoren überlegen. So kommt es, daß der oben aufgestellte Satz überhaupt nur in doppelter Beziehung Gültigkeit beanspruchen kann: erstens bei der weitesten Vergleichung der Gehirnentwicklung im Wirbeltierreich, und zweitens bei der engsten Vergleichung von Tieren verwandter Organisation und ähnlicher Körpergröße. Im letzteren Fall ist eigentlich allein das Resultat ein schlagendes. Vergleicht

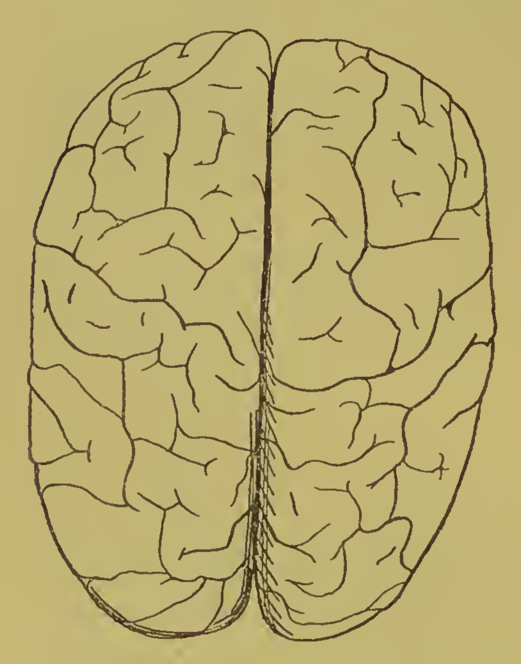


Fig. 100. Normales männliches Gehirn mit mäßiger Furchenbildung.

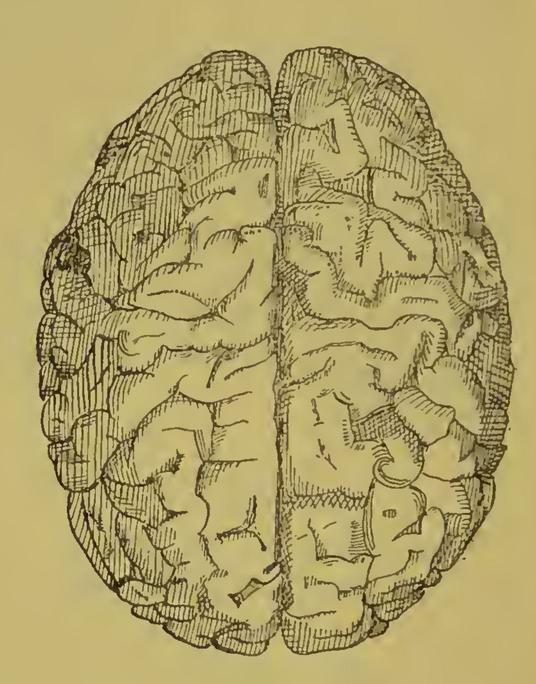


Fig. 101. Gehirn des Mathematikers C. Fr. Gauss.

man z. B. die Gehirne verschiedener Hunderassen oder der menschenähnlichen Affen und des Menschen, so kann kein Zweifel sein, daß die intelligenteren Rassen oder Arten größere und windungsreichere Hemisphären besitzen. Weitaus am bedeutendsten ist dieser Unterschied zwischen dem Menschen und den übrigen Primaten. Läßt sich das Gewicht des männlichen Gehirns germanischer Rasse für das Lebensalter zwischen 30 und 40 Jahren im Mittel auf 1424, das des weiblichen auf 1273 feststellen, so betrug z. B. das Hirngewicht eines erwachsenen Orangutang nur 79,7 grm. Noch größer zeigt sich der Abstand der durch den Windungsreichtum bedingten Oberflächenentwicklung. Diese fand H. WAGNER beim Menschen

[1] LEURET et GRATIOLET, Anatomie comparée du système nerveux, tom. 2, p. 290. OWEN, Anatomy of Vertebrates, Vol. 3.

= 2196 bis 1877, bei einem Orang = 533,5 □cm Oberfläche[1]. Auch bei den tiefer stehenden Menschenrassen hat man das Gehirn in der Regel kleiner und windungsärmer gefunden[2]. Nicht minder lehren zahlreiche Beobachtungen, daß innerhalb der gleichen Rasse und Nationalität Individuen von hervorragender Begabung große und windungsreiche Hemisphären besitzen[3]. Die Figuren 100 und 101 zeigen dies an zwei besonders auffallenden Beispielen. Fig. 100 ist, von oben gesehen, das Gehirn eines einfachen Handarbeiters von mäßigen, aber nicht unternormalen geistigen Fähigkeiten; Fig. 101 gibt die entsprechende Ansicht vom Gehirn des berühmten Mathematikers C. Fr. Gauss[4].

d. Die Lokalisationshypothesen und ihre Gegner. Alte und neue Phrenologie.

Diese augenfälligen Unterschiede der Oberflächengestaltung der Großhirnhemisphären legen begreiflicher Weise die Vermutung nahe, daß dem in ihnen hervortretenden allgemeinen Zusammenhang zwischen Gehirnentwicklung und geistiger Befähigung spezifische Beziehungen der relativen Ausbildung einzelner Teile der Hirnoberfläche zu bestimmten Richtungen der geistigen Anlage parallel gehen. Von dieser an sich wohlberechtigten Annahme ist die von FRANZ JOSEPH GALL begründete »Phrenologie« ausgegangen. Freilich aber waren die physiologischen und psychologischen Voraussetzungen, die GALL der Durchführung dieses Gedankens zugrunde legte, von ebenso unzulänglicher Beschaffenheit, wie die Beobachtungen selbst und die auf sie gegründeten Schlüsse der Exaktheit und Vorsicht ermangelten. Indem GALL, die geistigen Funktionen als Verrichtungen einer Anzahl innerer Sinne ansah, wies er jedem der letzteren nach Analogie der äußeren Sinne sein besonderes Organ an. Dabei verlegte er diese Organe übrigens fast sämtlich an die Oberfläche des Gehirns und setzte dabei einen Parallelismus der Schädel- und Hirnform voraus, der nachweislich mindestens in dieser Ausdehnung nicht zutrifft. So unterschied GALL 27 solcher »innerer Sinne«, bei deren Bezeichnung er nach

[1] HUSCHKE, Schädel, Hirn und Seele, S. 60. H. WAGNER, Maßbestimmungen der Oberfläche des großen Gehirns, 1864, S. 33.

[2] TIEDEMANN, Das Hirn des Negers mit dem des Europäers und Orang-Utangs verglichen, 1837. BROCA, Mémoires d'anthropologie, 1871, p. 191. Vgl. die kritische Zusammenstellung der gesamten Literatur über alle diese Fragen bei TH. ZIEHEN, Nervensystem, im Handb. der Anatomie von BARDELEBEN, Bd. 4, 1899, S. 353 ff. Außerdem über die Gewichtsverhältnisse des Gehirns M. REICHARDT, Die Untersuchung des gesunden und kranken Gehirns mittels der Wage, 1906, S. 37 ff.

[3] GALL et SPURZHEIM, Anatomie et physiol. du système nerveux, Tom. 2, p. 251.

[4] R. WAGNER, Vorstudien zu einer wissenschaftl. Morphologie und Physiologie des Gehirns, 1860. (Vgl. a. BROCA, Mémoires d'anthropologie, p. 155.) Übrigens versteht es sich von selbst, daß auch hier die sonstigen Faktoren, wie Rasse, Körpergröße, Alter, Geschlecht, in Rücksicht gezogen werden müssen. Ein normales Hottentottengehirn würde, wie schon GRATIOLET bemerkt, im Schädel eines Europäers Idiotismus bedeuten.

Bedürfnis die Ausdrücke Sinn, Instinkt, Talent und sogar Gedächtnis gebrauchte: z. B. Ortssinn, Sprachsinn, Farbensinn, Instinkt der Fortpflanzung, der Selbstverteidigung, poetisches Talent, esprit caustique, métaphysique, Sachgedächtnis, Wortgedächtnis, Tatsachensinn, Vergleichungssinn usw. Es wäre zwecklos, die Angaben der Phrenologen über diese Lokalisationen zu wiederholen. Doch mag erwähnt werden, daß GALL, was immerhin für seine Beobachtungsgabe spricht, in einem Fall einen glücklichen Griff tat, indem er seinen »Sprachsinn« ungefähr in die nämliche Region der Großhirnrinde verlegte, deren Läsionen, wie wir unten sehen werden, gegenwärtig als die häufigsten Ursachen des Symptomenbildes der »Aphasie« nachgewiesen sind. In der Tat ist die Auffindung dieses Sitzes der Aphasie direkt auf die Anregung GALLs zurückzuführen, wie dies BOUILLAUD, der Entdecker desselben, ausdrücklich bezeugt hat[1]. Dennoch darf man nicht übersehen, daß selbst in diesem Fall, wo der Erfolg eine Behauptung GALLs in gewissem Maße bestätigte, zwischen dem was wirklich gefunden wurde, dem anatomischen Sitz der zentralen Sprachstörungen und dem GALLschen Organ des »Sprachsinns« immerhin ein wesentlicher Unterschied besteht, da diese beiden Begriffe in Wahrheit doch nur dann zusammenfallen, wenn man jenen Sprachstörungen von vornherein schon eine phrenologische Deutung gibt, die der wirklichen Analyse der Erscheinungen gegenüber nicht Stand hält. (Vgl. unten Nr. 7, b.)

Als zuerst die Physiologie dieser phrenologischen Lokalisationslehre entgegentrat, war sie nun freilich ihrerseits allzu sehr geneigt, teils den unbestimmten oder mehrdeutigen Ergebnissen der Hirnexstirpationen bei Tieren ein unverhältnismäßiges Gewicht beizulegen, teils aber auch sich von unzulässigen Analogien oder von psychologischen Gesichtspunkten leiten zu lassen, die im Grunde nicht weniger bestreitbar waren wie die »inneren Sinne« der Phrenologen. So wies namentlich FLOURENS, dessen Anschauungen für längere Zeit in der Physiologie die Herrschaft gewannen, vor allem auf die Einheit und Unteilbarkeit der Funktionen hin, um daran die Folgerung zu knüpfen, daß auch das Organ derselben ein unteilbares sein müsse. Daneben war für ihn die Analogie mit andern einheitlich funktionierenden Organen von bestimmendem Einfluß. Dem Kleinhirn, verlängerten Mark, Rückenmark gestand er eine selbständige, für jedes dieser Zentralorgane spezifische Funktion zu. Nicht minder sollte dann die Masse der Großhirnhemisphären physiologisch ebenso gleichwertig sein wie etwa die einer sezernierenden Drüse, z. B. der Niere. In den Beobachtungen

[1] BOUILLAUD, Recherches cliniques propres à démontrer que la perte de la parole corresponde à la lésion des lobules antérieures du cerveau et à confirmer l'opinion de M. GALL etc. Arch. gén. de méd. T. 8, 1825.

über die Folgen der partiellen und der totalen Entfernung des Vorderhirns bei Tieren, die wir oben kennen lernten, sah er eine Bestätigung dieser Auffassung, da dieselben im allgemeinen zeigten, daß die teilweise Wegnahme der Hirnlappen nur die geistigen Leistungen im ganzen schwächte, nicht, wie nach der Annahme einer Lokalisation der Funktionen erwartet werden konnte, einzelne Verrichtungen beseitigte und andere unversehrt ließ, wogegen nach der völligen Exstirpation des Großhirns alle spontanen psychischen Lebensäußerungen, also, wie es FLOURENS ausdrückte, »Intelligenz und Wille« vollständig verschwanden[1].

Nachdem die Lehre von der spezifisch psychischen Funktion des Vorderhirns und von der Unteilbarkeit dieser Funktion aus Anlaß der pathologischen Beobachtungen über die Folgen der Herderkrankungen beim Menschen, sowie gegenüber den neugewonnenen Aufschlüssen über die Struktur des Gehirns und über den Verlauf der Leitungsbahnen unhaltbar geworden war, wurde sie von den neueren Lokalisationstheorien abgelöst, die nun in einem gewissen Grad eine Wiederannäherung an die phrenologische Lehre versuchen. Doch bekunden sie dabei in doppelter Beziehung einen Fortschritt gegenüber diesen: erstens physiologisch, insofern sie an die Stelle der »Seelenorgane« GALLs den Begriff der einzelnen »Zentren« setzen, die im wesentlichen bestimmten, deutlich zu sondernden peripheren Funktionsgebieten, wie den einzelnen Muskelregionen, den Sinnesorganen, zugeordnet sein sollen, — offenbar eine Rückwirkung der durch die Anatomie der Leitungsbahnen gewonnenen Anschauungen; und zweitens in psychologischer Hinsicht, insofern solche monströse Begriffe wie Tatsachensinn, Ehrfurcht, Kindesliebe oder auch Sprachsinn, mathematisches Talent und dergl. aus der Tafel der Lokalisationen verschwanden, um an ihrer Stelle die beiden Begriffe zurückzubehalten, in denen man die Grundformen des psychischen Geschehens erblicken zu dürfen glaubte: die Empfindungen und die Vorstellungen, wobei man unter »Empfindungen« alle direkt durch äußere Sinnesreize erregten Bewußtseinsreaktionen verstand, unter dem Namen »Vorstellungen« aber, der in der älteren Psychologie üblichen Terminologie gemäß, alle sogenannten »Erinnerungsbilder« zusammenfaßte. Auf der Grundlage dieser allgemeinen Voraussetzungen hat sich nun die Lokalisationslehre oder, wie man sie wegen ihrer nahen Beziehungen zu den älteren phrenologischen Lehren wohl auch nennen kann, die »neuere Phrenologie« in einer doppelten Form ausgebildet. Beide gehen von der Annahme aus, daß auf der Rinde des Großhirns eine Anzahl von Sinneszentren verteilt sei, in denen die durch die sensorischen Leitungsbahnen zugeführten Er-

[1] FLOURENS, Recherches expér. sur les fonctions du système nerveux[2], 1842.

regungen die spezifischen Empfindungen auslösen sollen. Auch die zentromotorischen Regionen werden diesen Sinneszentren zugerechnet, da man annimmt, das Wesen einer Willensbewegung sei dahin zu definieren, daß irgend ein in tieferen Zentren oder in der Hirnrinde selbst entstehender Reflex mit einer die Bewegung begleitenden Tast- und Bewegungsempfindung verbunden sei. Von dieser gemeinsamen Basis aus trennen sich nun aber die Anschauungen. Die eine Form der Lokalisationstheorie setzt voraus, die Empfindungs- und die Vorstellungszentren seien anatomisch eng verbunden, so daß jedes Sinneszentrum beide zugleich umfasse und demnach die ganze Hirnoberfläche wesentlich nur aus aneinander grenzenden Sinneszentren bestehe. Innerhalb eines jeden solchen Zentrums soll dann die Scheidung der Empfindungs- und der Vorstellungsfunktionen lediglich an bestimmte, übrigens nur funktionell, nicht morphologisch zu unterscheidende Elemente gebunden sein. Demzufolge nimmt man zwei Arten von Rindenzellen an: Empfindungszellen und Vorstellungszellen. Den ersteren sollen die peripheren Erregungen direkt zugeleitet werden; n die letzteren sollen Erregungen aus den Empfindungszellen abfließen, und sie sollen dadurch zur Wiedererneuerung dieser Erregungen befähigt werden, ein Vorgang, den man der Kürze halber auch als ein »Deponieren« der Vorstellungen in diesen spezifischen Erinnerungszellen bezeichnet. Diese Form der Lokalisationstherie, die wir die der »reinen Sinneszentrentheorie« nennen können, ist zuerst von Meynert auf Grund der morphologischen Tatsachen ausgebildet und dann von H. Munk der Deutung der Tierversuche zugrunde gelegt worden. Sie ist noch gegenwärtig in der Physiologie wie Pathologie weit verbreitet. Die zweite Form der Lokalisationstheorie unterscheidet sich von dieser wesentlich dadurch, daß sie annimmt, diejenigen Zentralgebiete, die der Verknüpfung der Empfindungen und demnach wohl auch der Aufbewahrung der Vorstellungen sowie überhaupt den zusammengesetzteren psychischen Funktionen dienten, seien auch räumlich von den Sinneszentren geschieden, mit diesen aber durch mannigfache Systeme von Assoziationsfasern in Verbindung gesetzt. Man bezeichnet daher diese der Verknüpfung der verschiedenen Sinnesgebiete bestimmten Zentren als »Assoziationszentren«; wir können demnach diese zweite Form der Lokalisationstheorie kurz als die »Assoziationszentrentheorie« bezeichnen. Nach ihr besteht die wesentliche Leistung des Großhirns in der Funktion der Assoziationszentren, während die Sinneszentren im wesentlichen nur die Sinneseindrücke in der Ordnung, in der sie in den peripheren Organen einwirken, durch ihre Projektion auf bestimmte Gehirnflächen zum Bewußtsein erheben sollen. Den Ausdruck »Assoziationszentrum« gebraucht man aber dabei sowohl im physiologischen wie im psychologischen Sinne: physiologisch sind es die »Assoziations-

fasern«, welche diese Zentren als solche charakterisieren, die nur indirekt, nämlich eben durch die Sinneszentren, denen sie zugeordnet sind, mit der Peripherie des Körpers in Verbindung stehen, psychologisch aber werden sie als die Grundlagen der Assoziationsprozesse angesehen, auf denen, wie man mit der Assoziationspsychologie annimmt, alle höheren psychischen Funktionen beruhen. Ohne Zweifel ist diese zweite Form der Lokalisationslehre der ersten darin überlegen, daß sie den Annahmen über die Entstehung der zusammengesetzteren psychischen Vorgänge einen etwas freieren Spielraum läßt, indem sie die schablonenhafte Gegenüberstellung von Empfindungszellen und Vorstellungszellen, die natürlich auf eine entsprechende unzulängliche Einteilung der psychischen Vorgänge selbst hinausführt, durch die einen etwas weiteren Spielraum gestattende Gegenüberstellung von direkten Sinneserregungen und von Assoziationen ersetzt. Dafür wird aber freilich hier der Begriff der Assoziation und des Assoziationszentrums ein sehr unbestimmter. Da er sich im Grunde auf die Vorraussetzung beschränkt, daß Rindengebiete, die ausschließlich mit den Assoziationsfasersystemen in Verbindung stehen, zu den zusammengesetzteren psychischen Leistungen befähigt seien, so ist vom funktionellen Standpunkte aus der Ausdruck »psychische Zentren« eigentlich der korrektere. In ihm ist aber auch deutlich ausgedrückt, daß diese zweite Form der Lokalisationslehre der älteren Phrenologie wieder bedenklich nahe kommt, und daß, wenn sie nicht ganz in die Bahnen derselben eingelenkt ist, dies wohl hauptsächlich in der anerkennenswerten Vorsicht seinen Grund hat, mit der sich die Assoziationszentrentheorie bis jetzt gehütet hat, ihre verschiedenen Rindenfelder bestimmten komplexen psychischen Leistungen oder Anlagen zuzuordnen.

Wie dereinst die Phrenologie GALLs, so sind nun auch diese neueren Lokalisationshypothesen vom Standpunkt der physiologischen Beobachtung aus nicht ohne Widerspruch geblieben. Vor allem hat hier GOLTZ mit seinen Schülern auf Grund der nach partiellen Exstirpationen beobachteten Defekte die strenge Lokalisation der psychischen Funktionen bekämpft, indem er, gegenüber der Annahme scharf abgegrenzter Sinneszentren, die komplexe Natur der nach partiellen Läsionen auftretenden Störungen sowie die allgemeine Herabsetzung der intellektuellen Funktionen nach teilweiser Entfernung der Großhirnlappen hervorhob. Er kehrte so zu einer Anschauung zurück, die sich der Lehre FLOURENS' wiederum näherte, insofern er die Notwendigkeit des Zusammenwirkens der verschiedenen Hirngebiete bei den psychischen Funktionen betonte, während er dagegen die bei dem heutigen Stand der anatomischen wie der physiologischen Beobachtungen unhaltbar gewordene Annahme einer Gleichwertigkeit der verschiedenen Hirnteile fallen ließ.

Eine Beurteilung dieser verschiedenen, in der Lehre von den Großhirnfunktionen einander gegenüberstehenden Theorien muß nun natürlich suchen, jedem der Erfahrungsgebiete, die hier beteiligt sind, Rechnung zu tragen: der Anatomie und Pathologie nicht weniger wie der Physiologie und der Psychologie; und das um so mehr, als die Gegensätze der älteren und neueren Lokalisationslehren und ihrer Gegner offenbar nicht zu einem geringen Teil dadurch veranlaßt sind, daß man vielfach einseitig entweder bloß die anatomischen Gesichtspunkte oder aber auch bloß die Tierversuche beobachtete, im übrigen aber in beiden Fällen das Psychologische als ein herrenloses Gebiet behandelte, mit dem jeder nach seinem Belieben verfahren dürfe. Stellen wir darum hier zunächst die psychologischen Gesichtspunkte in den Vordergrund, ohne die übrigen natürlich vernachlässigen zu wollen, so erweist sich die Sinneszentrentheorie in den beiden Bestandteilen, aus denen sie sich zusammensetzt, als unhaltbar: erstens sind die »Sinneszentren« nach den Ergebnissen der psychophysischen Analyse der Wahrnehmungsfunktionen wie der pathologischen Beobachtung beim Menschen keine bloßen Wiederholungen der peripheren Sinnesflächen, sondern sie sind im eigentlichsten Sinne des Wortes »Zentren«, das heißt Gebiete, in denen die verschiedenen peripheren Funktionen, die sich an den Sinnesleistungen beteiligen, zentralisiert sind, in den Sehzentren z. B. die Funktionen der Lichtempfindung, der Bewegungsenergie und -synergie der Sehorgane sowie der Beziehungen zu den schon in niedrigeren Zentren sich abspielenden Sehreflexen, usw. Die Sinneszentren würden keine Zentren, sondern überflüssige Verdoppelungen der peripheren Organe sein, wenn sie keine andere Bedeutung besäßen als die, daß sie die peripher ausgelösten Erregungen wiederholten. Die Auffassung der Sinneszentrentheorie ist hier teils aus einer einseitigen und unvollständigen Berücksichtigung der Anatomie der Leitungsbahnen, teils aus einer unzulänglichen Deutung der an sich gerade hier überaus vieldeutigen Tierversuche hervorgegangen. Zweitens setzt diese Theorie, indem sie den »Empfindungszellen« die »Vorstellungszellen« gegenüberstellt, in welche aus jenen die Erregungen abfließen und in deponierte Erinnerungsbilder übergehen sollen, eine gänzlich unzulässige psychologische Unterscheidung in eine noch unzulässigere physiologische Hypothese um. Die Annahme, daß Empfindungen und Vorstellungen oder Erinnerungsbilder absolut verschiedene Bewußtseinsinhalte seien, stammt aus jener spiritualistischen Psychologie her, die, gegenüber den aus physischen Reizen hervorgegangenen Empfindungen, die »Vorstellungen«, als ein rein psychisches Geschehen, der Seele selbst vorbehielt. Diese spiritualistische Begriffsunterscheidung ist natürlich ein reines Produkt metaphysischer Spekulation, das heute nur noch in einer den tatsächlichen

psychischen Erlebnissen völlig abgewandten Reflexionspsychologie ihr Dasein fristet. Kein wirklicher psychologischer Beobachter wird ja heute mehr behaupten wollen, daß es empfindungslose Vorstellungen gebe, und daß die Empfindungen, die in unsere Vorstellungen eingehen, anders als allenfalls durch ihre Intensität, Dauer und fragmentarische Beschaffenheit von den durch äußere Sinnesreize erweckten Empfindungen verschieden seien[1]. Diese der spiritualistischen Psychologie entnommene und dann in ein materialistisches Gewand gekleidete Unterscheidung steht in Wahrheit psychologisch auf gleicher Höhe mit der anatomischen Weisheit eines Philosophen, der heute noch den Sitz der Seele in die Zirbeldrüse verlegen wollte. Dem gegenüber hat sich nun die Assoziationszentrentheorie zweifellos insofern ein Verdienst erworben, als sie diese unnatürliche Allianz mit den Begriffen der metaphysischen Psychologie gelöst und statt dessen eine Beziehung zu der unseren heutigen Anschauungen näher stehenden Assoziationspsychologie gesucht hat. Aber teils bleibt auch sie bei der Auffassung stehen, daß die »Sinneszentren« zentrale Wiederholungen der peripheren Sinnesflächen seien, welche letztere nur darum auf die Hirnrinde projiziert werden müßten, um dem in dieser residierenden Bewußtsein zugänglich zu werden; teils wird bei ihr die naheliegende Vermengung des rein anatomischen Begriffs der »Assoziationsfasern«, die verschiedene Gebiete der Hirnrinde mit einander verbinden, und des psychologischen Begriffs der Assoziation bedenklich. Anzunehmen, daß die Assoziationsfasern gewissermaßen die Vehikel zur Erzeugung der Vorstellungsassoziationen seien, ist natürlich schon deshalb unerlaubt, weil sich die meisten und die wichtigsten Assoziationen zwischen den Empfindungselementen eines und desselben Sinnesgebiets abspielen. Jene zwischen verschiedenen Sinneszentren verlaufenden Bahnen könnte man also höchstens als mutmaßliche Substrate der sogenannten »Komplikationen«, der Assoziationen zwischen disparaten Vorstellungselementen, in Anspruch nehmen. Wenn aber in diesem beschränkten Sinne genommen der Begriff der Assoziationsfasern noch eine verhältnismäßig klare Bedeutung haben würde, so läßt sich eine solche dem eines »Assoziationszentrums« kaum abgewinnen. Soll man etwa annehmen, daß zum Zustandekommen von Komplikationen nicht schon die Assoziationsfasern zwischen den verschiedenen Sinneszentren genügten, sondern daß dazu die selbständige Funktion eines bloß Assoziationsfasern empfangenden Organs erforderlich sei? Schwerlich ist diese nächstliegende Bedeutung, die dem Wort gegeben werden könnte, diejenige, die man wirklich den »Assoziationszentren« beilegt. Vielmehr scheint hier eine ähnliche Re-

[1] Vgl. unten Kap. VII.

miniszenz an die Assoziationspsychologie mitzuspielen, wie bei der Unterscheidung der Empfindungen und Vorstellungen innerhalb der Sinneszentrentheorie eine solche an die alte spiritualistische Seelentheorie wirksam war. Die Assoziationspsychologie sucht ja bekanntlich Begriffe, Urteile, zusammengesetzte intellektuelle Vorgänge und Gemütsbewegungen samt und sonders aus Assoziationen abzuleiten. So waltet denn auch sichtlich bei der Assoziationszentrentheorie im Grunde die Vorstellung ob, daß in diesen Zentren die verschiedenen komplexen psychischen Produkte erzeugt würden, natürlich jeweils unter nächster Anteilnahme derjenigen Sinneszentren, mit denen sie durch Assoziationsfasern verknüpft seien. Damit rechtfertigt sich zugleich der Ausdruck »psychische Zentren«. In je größerer Anzahl aber solche Zentren unterschieden werden, um so näher liegt dann die Berührung derselben mit den »inneren Sinnen« der älteren Phrenologie, da naturgemäß die psychischen Funktionen, die man ihnen zuschreibt, um so spezieller und also um so komplizierter werden müssen, je zahlreicher sie sind.

Dieser Zersplitterung der psychischen Funktionen gegenüber hat nun die antilokalistische Richtung der neueren Experimentalphysiologie mit Recht auf die allseitigen Beziehungen derselben hingewiesen und daraus die Unmöglichkeit abgeleitet, sowohl von Sinneszentren als scharf abgegrenzten Wiederholungen der peripheren Sinnesflächen wie von psychischen Zentren als von abgegrenzten Sitzen einzelner seelischer Tätigkeiten zu sprechen. Indem man dabei mehr und mehr die anfangs noch festgehaltene, der ehemaligen FLOURENSschen Lehre entnommene Hypothese der Gleichartigkeit aller Teile des Vorderhirns aufgab, ist in der Tat in jenem Prinzip der funktionellen Wechselwirkung der wichtigste leitende Gesichtspunkt für die psychophysische Analyse der Großhirnfunktionen gewonnen worden. Freilich aber war das Experiment am Tier, von welchem auch diese neuere antiphrenologische Bewegung ausging, wegen der Unbestimmtheit und Vieldeutigkeit dieser Ausfallsversuche sowie wegen des wichtigen Einflusses der Stellvertretungen, der meist allzu wenig in Rechnung gebracht wurde, kaum geeignet, zu einer näheren Spezialisierung jenes Prinzips zu führen. Vielmehr bedarf es dazu offenbar einer Analyse der einzelnen zentralen Funktionen an der Hand sorgfältig gesammelter und verglichener Beobachtungen bei pathologischen Defekten. Statt zu fragen: welche Folgen hat der Wegfall eines bestimmten Rindengebietes und welche Funktionen sind also diesem beizulegen, lautet demnach jetzt die Frage: welche zentralen Veränderungen finden sich, wenn eine bestimmte Funktion, z. B. die Sprache, der Schakt usw., gestört ist, und in welcher Weise gehen die funktionellen den anatomischen Störungen parallel? Der große Fortschritt, den hier vornehmlich die neuere Patho-

logie gemacht hat, besteht unverkennbar darin, daß sie, durch die Natur ihrer Aufgaben genötigt, von der ersten dieser Fragestellungen zur zweiten überging. Die Bedeutung dieses Fortschritts für die Erkenntnis der zentralen Funktionen liegt aber darin, daß bei der ersten Form der Fragestellung die Aufmerksamkeit von vornherein einseitig auf ein fest bestimmtes Zentralgebiet gelenkt wird, während die zweite sofort auf den Zusammenhang mit andern Gebieten hinweist und überhaupt den Gesichtspunkt der Funktionsanalyse, statt des früher bevorzugten der Zuordnung bestimmter Hirnteile zu bestimmten Funktionen, in den Vordergrund stellt. Damit werden jedoch nicht bloß die Grenzen zwischen den einzelnen Teilen der Großhirnhemisphären, sondern einigermaßen sogar die zwischen dem Vorderhirn und den hinteren Hirnteilen, namentlich dem Zwischen- und Mittelhirn, aufgehoben, da sich die zusammengesetzten Funktionen zumeist als solche herausstellen, an denen alle diese Hirngebiete in verschiedener Weise beteiligt sind, so daß die Verlegung einer komplexen Funktion in ein begrenztes Gebiet der Großhirnrinde ungefähr denselben Sinn hat, als wenn man behaupten wollte, das Kniegelenk vollbringe die Gehbewegungen, weil diese Bewegungen bei einer Ankylose des Gelenks nicht mehr ordnungsmäßig zustande kommen. So ergibt sich denn die Analyse der komplexen Funktionen selbst als eine weitere, die Physiologie der Großhirnhemisphären wesentlich ergänzende und zugleich überschreitende Aufgabe. Freilich ist aber diese Aufgabe bis jetzt nur unvollkommen zu lösen, und nur wenige Funktionen lassen vorläufig überhaupt eine solche Analyse zu. Hier mögen als die hauptsächlichsten Beispiele der zentrale Sehakt, die Sprachfunktionen und die Apperzeptionsvorgänge hervorgehoben werden.

Das Problem der Lokalisation der psychischen Funktionen beginnt mit den großen Anatomen des 16. Jahrhunderts. Unter ihnen verhilft namentlich VESAL der Anschauung zum Siege, daß das Gehirn der Sitz der geistigen Tätigkeiten sei. Doch behauptet sich neben ihr noch längere Zeit die alte Lehre des ARISTOTELES und GALEN, nach der das Herz das allgemeine Zentrum der Empfindungen sein sollte. Als ein der Wechselwirkung zwischen Seele und Körper bestimmtes Organ betrachtete dann zuerst DESCARTES das Gehirn. Mit ihm beginnt daher die bei den Physiologen und Philosophen von da an eine große Rolle spielende Frage nach dem Sitz der Seele, in deren Beantwortung DESCARTES selbst den merkwürdigen Fehlgriff tat, daß er aus spekulativen Gründen zu diesem Sitz die Zirbel ausersah, ein Gebilde, das, wahrscheinlich ein Rudiment des einstigen Parietalauges der Wirbeltiere, selbst eigentlich gar nicht zum Gehirn gehört[1]. Mehr und mehr trat dann aber zugleich, namentlich in der Anatomie und Physiologie des 18. Jahrhunderts, das Bestreben hervor, über die Bedeutung der einzelnen Hirn-

[1] DESCARTES, Les passions de l'âme. Part I.

teile Rechenschaft zu geben. Die Ansichten gingen hier im allgemeinen von der anatomischen Zergliederung aus, und sie wurden nebenbei von den gerade herrschenden psychologischen Vorstellungen beeinflußt. So wurden später namentlich die Seelenvermögen der WOLFFschen Schule, Perzeption, Gedächtnis, Einbildungskraft usw., willkürlich und von den verschiedenen Autoren natürlich in sehr verschiedener Weise lokalisiert[1]. Es ist hauptsächlich HALLERS Verdienst, einer naturgemäßeren Auffassung, die sich an die physiologische Beobachtung anschloß, die Bahn gebrochen zu haben, eine Reform, die mit seiner Irritabilitätslehre nahe zusammenhängt. Die wesentliche Bedeutung der letzteren bestand nämlich darin, daß sie die Fähigkeiten der Empfindung und Bewegung auf verschiedenartige Gewebe, jene auf die Nerven, diese auf die Muskeln und andere kontraktile Elemente zurückführte[2]. Als die Quelle dieser Fähigkeiten betrachtete nun HALLER das Gehirn. Mit der Seele und den psychischen Funktionen stehe dieses nur insofern in Beziehung, als es das Sensorium commune oder der Ort sei, wo alle Sinnestätigkeiten ausgeübt werden, und von dem alle Muskelbewegungen entspringen. Dieses Sensorium erstrecke sich über die ganze Markmasse des großen und kleinen Gehirns[3]. Darum sei es zwar zweifellos, daß jeder Nerv von einem bestimmten Zentralteil seine physiologischen Eigenschaften empfange, daß also, wie auch die pathologische Beobachtung bezeuge, das Sehen, Hören, Schmecken usw. irgendwo im Gehirn seinen Sitz habe. Doch scheint es ihm nach den Ursprungsverhältnissen der Nerven, daß dieser Sitz nicht bestimmt begrenzt, sondern im allgemeinen über einen größeren Teil des Gehirns ausgedehnt sei[4]. Den Kommissurenfasern schreibt HALLER die Bedeutung zu, daß sie die stellvertretende Funktion gesunder für kranke Teile vermitteln, und die Unerregbarkeit des Hirnmarks leitet er davon ab, daß die Nervenfasern in dem Maße ihre Empfindlichkeit verlieren, als sie im Hirnmark in zahlreiche Zweige sich spalten[5].

Der so gewonnene Standpunkt blieb der Physiologie unverloren. Aber die Bestrebungen nach einer physiologischen Lokalisierung der Geistesvermögen kehrten trotzdem fortwährend wieder, und wie früher gingen sie in der Regel von der Anatomie aus. Zu einem System von dauernderem Einfluß wurde diese Anschauung durch GALL erhoben, der sich übrigens um die Erforschung des Gehirnbaues manche Verdienste erworben hat[6]. Die durch GALL begründete Phrenologie[7] legte die Vorstellung zugrunde, das Gehirn bestehe aus inneren Organen, die den äußeren Sinnesorganen analog seien. Wie diese

---

[1] Vgl. die Aufzählung bei HALLER, Elementa physiologiae, Vol. 4, 1762. p. 397.

[2] Siehe die historische Kritik der Irritabilitätslehre in meiner Lehre von der Muskelbewegung, 1858, S. 155.

[3] Elem. physiol. Vol 4, p. 395.

[4] Ebend. p. 397.

[5] »Hypothesin esse video et fateor« fügt er vorsichtig hinzu. (Ebend. p. 399.)

[6] GALL et SPURZHEIM, Anatomie et physiologie du système nerveux, Vol. 1, 1810. Vgl. ferner: Untersuchungen über die Anatomie des Nervensystems, von demselben. Dem französ. Institut überreichtes Mémoire nebst dem Bericht der Kommissäre, 1809. Die beiden Hauptverdienste GALLS um die Gehirnanatomie bestehen darin, daß er die Zergliederung des Gehirns von unten nach oben einführte, und daß er die durchgängige Faserung des Hirnmarkes nachwies.

[7] Das GALLsche System ist ausführlich dargestellt in Bd. 2—4 des oben zitierten Werkes.

die Auffassung der Außenwelt, so sollten jene gleichsam die Auffassung des inneren Menschen vermitteln. Die einzelnen im Gehirn lokalisierten Fähigkeiten wurden deshalb auch innere Sinne genannt. Die von GALL unterschiedenen 27 vermehrte sein Schüler SPURZHEIM auf 35[1]. Die gewöhnlich angenommenen Seelenvermögen, Verstand, Vernunft, Wille usw., haben übrigens unter den phrenologischen Begriffen keine Stelle. Diese Grundkräfte der Seele sind nach GALLS Ansicht nicht lokalisiert, sondern sie sind gleichmäßig bei der Funktion aller Gehirnorgane, ja selbst der äußeren Sinneswerkzeuge wirksam. Jedes dieser Organe ist nach ihm eine »individuelle Intelligenz«[2]. Für die Analogie der »inneren Sinne« mit den äußeren Sinnesorganen entnimmt er das Hauptargument seinen anatomischen Untersuchungen. Wie jeder Sinnesnerv ein Bündel von Nervenfasern, so sei das ganze Gehirn eine Vereinigung von Nervenbündeln[3]. Bei der empirischen Begründung dieser Lehren wurde nun von GALL und seinen Nachfolgern dem Gehirn der Schädel substituiert; über die Ausbildung der einzelnen Organe sollte die Schädelform Auskunft geben. So ist denn auch das Bestreben unverkennbar, jene möglichst an die Oberfläche des Gehirns zu verlegen. Schon hierin tritt eine Tendenz, die Beobachtungen vorgefaßten Meinungen anzubequemen, zutage, die sich in allen Einzeluntersuchungen wiederholt und die angeblichen Resultate derselben entwertet. Hiervon abgesehen bilden die ungeheuerlichen psychologischen und physiologischen Grundvorstellungen der phrenologischen Lehren einen großen Rückschritt gegenüber dem geklärteren Standpunkt, den HALLER eingenommen. Während dieser das richtige Prinzip bereits ahnt, daß in den Zentralorganen die peripheren Organe des Körpers in irgendeiner Weise vertreten und miteinander verbunden sein müßten, machen die Phrenologen das Gehirn zu einem für sich bestehenden Komplex von Organen, für welche sie spezifische Energien der verwickeltsten Art voraussetzen.

Jener Umstand, daß GALL bei einer seiner Lokalisationen, bei dem »Sprachsinn«, auf einer richtigen Spur gewesen ist, hat trotzdem bewirkt, daß man in neuerer Zeit nicht bloß den unleugbaren anatomischen Verdiensten GALLS wieder gerecht zu werden suchte, sondern daß man sich auch bemühte, seine phrenologischen Lehren einigermaßen zu rehabilitieren[4]. Dem gegenüber bleibt immerhin zu bedenken, daß, selbst in bezug auf das Symptomenbild der Aphasie, der Ausdruck »Organ des Sprachsinns« insofern unzulässig ist, als wir uns ja allenfalls denken können, daß die Leitungsbahnen, die bei der Funktion der Sprache in Mitleidenschaft gezogen werden, in den betreffenden Hirngebieten verlaufen, als wir uns aber weder nach unserer Kenntnis des Gehirns noch nach derjenigen der psychischen Vorgänge irgendwie vorstellen können, wie ein bestimmt abgegrenzter Gehirnteil etwa in ähnlicher Weise der Sitz der sprachlichen Begabung sei, wie Auge und Ohr Aufnahmeorgane für Licht- und Schallreize oder wie die Pyramidenbahnen motorische Leitungswege sind, usw. Immerhin gehört das Sprachvermögen noch zu den verhältnismäßig einfachen »inneren Sinnen«. Aber wie soll man sich den Mechanismus vorstellen, nach welchem Gottesfurcht, Kindesliebe,

[1] COMBE, System der Phrenologie, deutsch von HIRSCHFELD, 1833, S. 101 f.
[2] Vol. 4, p. 341.
[3] Vol. 1, p. 271. Vol. 2, p. 372.
[4] P. J. MÖBIUS, Franz Joseph Gall. SCHMIDTS Jahrb. der Medizin, Bd. 262, 1899, S. 260.

Tatsachensinn, Selbstverteidigungstrieb und ähnliche Dinge irgendwo im Gehirn lokalisiert sind? Mochte also GALL immerhin — dieser Ruhm soll ihm unbenommen bleiben — zu seiner Zeit einer der besten Kenner des Gehirnbaues sein: das phrenologische System ist und bleibt darum doch eine jener wissenschaftlichen Verirrungen, bei deren Entstehung, ähnlich wie bei seiner Vorläuferin, der Physiognomik LAVATERS, kritiklose Phantastik und Charlatanerie zusammenwirkten. Gegen diese Übel gibt es keine Rettung. Fragwürdig ist darum auch der Versuch, noch andere der von GALL angeblich entdeckten »Seelenorgane« zu rehabilitieren, wie einen solchen P. J. MÖBIUS zugunsten des »Organs der mathematischen Anlage« unternommen hat[1]. An und für sich grenzt ja das »mathematische Talent« schon bedenklich an die übrigen psychologisch monströsen Lokalisationen GALLS. Zudem läßt aber die von MÖBIUS bei 300 Mathematikern konstatierte ungewöhnlich starke Entwicklung des oberen äußeren Augenhöhlenwinkels eine doppelte Deutung zu. Erstens könnte sie — und das wäre vielleicht das wahrscheinlichste — eine Rückwirkung der bei angestrengtem Nachdenken zu beobachtenden mimischen Spannung der Stirnmuskeln auf das Knochenskelett des Angesichts sein; und zweitens könnte sie darin ihren Grund haben, daß sich bei hoch entwickelten Gehirnen überhaupt die Frontallappen durch ihre Masse und die Menge ihrer Furchen auszeichnen, ganz abgesehen davon, ob die vorhandene intellektuelle Begabung gerade in der Richtung des mathematischen Talentes liegen mag oder nicht. Es müßte also erst der Beweis geliefert werden, daß bei hoch entwickelten Gehirnen von Dichtern, Philosophen, Philologen usw., die sich nebenbei durch die Abwesenheit mathematischer Anlagen auszeichneten, die betreffende Protuberanz gefehlt habe. Dieser Beweis ist bis jetzt nicht geliefert. Wenn er aber geliefert würde, was würde daraus folgen? Sicherlich nicht, daß es ein mathematisches Organ im Sinne der Phrenologie gibt, sondern höchstens dies, daß hier eine vorläufig unerklärliche Tatsache vorliege, die dem Gesetz, daß die meisten großen Männer ungewöhnlich große Schädel haben, an Erkenntniswert ungefähr gleichzustellen wäre.

Der Phrenologie GALLS und seiner Schüler traten vornehmlich die französischen Experimentalphysiologen in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts, MAGENDIE und FLOURENS, entgegen[2]. In den Vorstellungen, welche diese Forscher über die Bedeutung der Zentralorgane entwickelten, läßt sich eine Reaktion gegen die phrenologischen Ansichten nicht verkennen. Bei MAGENDIE machte sich dieselbe darin geltend, daß er seine Erklärungen strenge den beobachteten Tatsachen anpaßte[3]. Entscheidender wirkte FLOURENS auf die physiologischen Vorstellungen des folgenden Zeitalters ein. Seine Untersuchungen erstrecken sich auf das verlängerte Mark, die Vierhügel, das kleine und große Gehirn. Das erstere bestimmte er als das Zentrum der Herz- und Atembewegungen, die Vierhügel als Zentralorgane für den Gesichtssinn, das Cerebellum als den Koordinator der willkürlichen Bewegungen, die Großhirnlappen als den Sitz der Intelligenz und des Willens[4]. Aber diese Teile ver-

[1] P. J. MÖBIUS, Über die Anlage zur Mathematik. Mit 51 Bildnissen. 1900.

[2] Eine Kritik der phrenologischen Lehren vom vergleichend anatomischen Standpunkte aus lieferte LEURET (Anatomie comparée du système nerveux, tome 1); eine solche auf Grund seiner physiologischen Versuche FLOURENS (Examen de la phrénologie, 1842).

[3] MAGENDIE, Leçons sur les fonctions du système nerveux, 1839.

[4] FLOURENS, Recherches expér. sur les fonctions du système nerveux [2], 1842.

hielten sich, wie er fand, zu den von ihnen abhängigen Funktionen verschieden. Die zentralen Eigenschaften des verlängerten Marks sieht er auf einen kleinen Raum, seinen noeud vital, beschränkt, dessen Zerstörung augenblicklich das Leben vernichtete. Die höheren Zentralteile dagegen treten mit ihrer ganzen Masse gleichmäßig für die ihnen zugewiesene Funktion ein. Dies schließt er daraus, daß die Störungen, die durch teilweise Abtragung der Großhirnlappen, des Kleinhirns oder der Vierhügel verursacht werden, im Laufe der Zeit sich ausgleichen. Der kleinste Teil dieser Organe soll demnach für das Ganze funktionieren können. Diese Auffassung der Großhirnhemisphären als der eigentlich psychischen Zentren war hier offenbar zugleich von den Traditionen der Philosophie DESCARTES' beeinflußt. Denn diese hatte die Unteilbarkeit der psychischen Funktionen, vor allem der Intelligenz und des Willens, betont und eben deshalb auch einen einheitlichen »Sitz der Seele« gefordert. Da sich die von DESCARTES bevorzugte Zirbel den neueren Erfahrungen gegenüber nicht mehr halten ließ, so substituierte ihr also FLOURENS das Ganze der Großhirnhemisphären. So trat die Lehre FLOURENS' schon durch ihre spiritualistische Herkunft in einen Gegensatz zu den mehr materialistisch gerichteten phrenologischen Vorstellungen, ein Umstand, der bei dem Streit dieser Anschauungen eine nicht unwesentliche Rolle spielte. In der Physiologie behauptete sich jedoch die Lehre FLOURENS' vor allem deshalb, weil sie ziemlich getreu den in den Tierversuchen sich darbietenden Beobachtungen entsprach. Man beachtete nicht, daß hier in psychologischer Beziehung ähnliche Schwierigkeiten wie bei der Organenlehre der Phrenologen wiederkehrten. Auch Intelligenz und Wille sind komplexe Fähigkeiten. Daß dieselben in jedem kleinsten Teil der Großhirnlappen ihren Sitz haben sollen, ist im Grunde ebenso schwer begreiflich, als daß Sprachgedächtnis, Ortssinn usw. irgendwo lokalisiert seien. Zudem blieb es dunkel, welche Bedeutung den einzelnen Teilen, die die anatomische Zergliederung der Hirnhemisphären unterscheiden ließ, zukommen sollte, wenn diese sich in funktioneller Beziehung etwa ebenso gleichartig verhielten, wie die Leber.

Ohne Zweifel durch morphologische Erwägungen veranlaßt, kehrten daher vielfach schon vor dem Anbruch der neuen Lokalisationsära die Anatomen, wo sie sich überhaupt auf Spekulationen über die Bedeutung der Gehirnteile einließen, meistens zu der Vorstellung einer Lokalisation einzelner geistiger Fähigkeiten zurück[1]. So kam es denn auch, daß die durch FLOURENS in die Wissenschaft eingeführten Ansichten hauptsächlich infolge einer innigeren Verbindung anatomischer, physiologischer und pathologischer Beobachtungen allmählich wankend wurden. Von entscheidendem Gewichte waren hierbei einerseits die Untersuchungen über die Elementarstruktur der Zentralorgane, anderseits die physiologischen und pathologischen Erfahrungen über die Lokalisation gewisser Sinnesfunktionen und motorischer Wirkungen. Bahnbrechend in letzteren Beziehungen wurde der erneute Hinweis auf die schon vor langer Zeit von BOUILLAUD gemachten Beobachtungen über die anatomischen Grundlagen der Aphasie durch BROCA[2]. Gleichwohl blieb zwischen diesen Resultaten und den Ergebnissen der teilweisen Abtragung der Hemisphären nach

[1] Vgl. z. B. BURDACH, Vom Bau und Leben des Gehirns, III. ARNOLD, Physiologie Bd. I. S. 836. HUSCHKE, Schädel, Hirn und Seele, S. 174.

[2] BROCA, Sur la siège de la faculté du language, 1861.

dem Vorgange von FLOURENS ein gewisser Widerspruch bestehen, da als das bleibende Symptom nach letzterer Operation nicht die Beseitigung einzelner Funktionen, sondern die Abschwächung aller sich darstellte, wie dies noch in neuester Zeit GOLTZ[1] beobachtete. In der hauptsächlich zwischen H. MUNK und GOLTZ geführten Debatte wiederholte sich so in neuer Form innerhalb der Experimentalphysiologie selbst der frühere Kampf zwischen FLOURENS und der Phrenologie. Aber wie die phrenologischen Anschauungen in den oben geschilderten Formen der »Sinneszentrentheorie« und der »Seelenzentrentheorie« einer wissenschaftlichen Verständigung wesentlich zugänglicher geworden sind als die alte Phrenologie, so hat auch der antiphrenologische Standpunkt die frühere, unmögliche Annahme einer Gleichwertigkeit der einzelnen Großhirnteile aufgegeben, um mehr und mehr das Prinzip der Wechselwirkung derselben bei den einzelnen komplexen Funktionen zu betonen. Aus diesem Prinzip zusammen mit den mannigfachen Erscheinungen der Stellvertretung und der funktionellen Aushilfe ergibt sich aber mit Notwendigkeit eine relative Lokalisation der Funktionen. Eine bloß relative ist sie in doppeltem Sinne: erstens weil niemals die komplexen Funktionen selbst, sondern immer nur ihre Elemente lokalisiert sind; und zweitens weil auch diese elementaren Funktionen infolge der Vorgänge der funktionellen Aushilfe mannigfache Verschiebungen erfahren können.

e. Die Rindenfunktionen und die subkortikalen Zentren.

Mit den Vorstellungen über die Lokalisation der Funktionen in der Großhirnrinde stehen die Anschauungen über das Verhältnis der übrigen Zentralgebiete zu diesen Funktionen in engem Zusammenhang. War die alte phrenologische Lokalisationslehre mit der ihr entgegentretenden unitarischen Hypothese darin einig, daß die eigentlichen Bewußtseinsvorgänge ausschließlich an die Großhirnhemisphären und in ihnen wieder wesentlich an die sie bedeckende Rinde gebunden seien, so trat dem auf Grund der eben geschilderten Beobachtungen über das Verhalten ganz oder teilweise enthirnter Tiere mehr und mehr die Annahme einer gewissen psychischen Selbständigkeit auch der niederen Zentren gegenüber. Dabei waren es besonders die Erscheinungen der Restitution eines Teils der Funktionen, sobald es gelang, die Tiere längere Zeit am Leben zu erhalten, die schließlich dieser letzteren Annahme zum Sieg verhalfen. (Vgl. oben S. 313, 320.) Ob man dabei die neu eintretende zweckmäßige Koordination der Bewegungen und ihre Anpassung an komplexere Reizeinwirkungen als die Folgen der Beseitigung einer bloß vorübergehend durch die Operation gesetzten Hemmung oder als einen Fall jener Stellvertretungen ansah, wie sie auch innerhalb der Großhirnrinde selbst nachzuweisen sind, oder ob endlich, was vielleicht das wahrscheinlichste ist, beide Momente zusammenwirken, bleibt hierbei gegenüber der Tatsache, daß die subkorti-

---

[1] Vgl. namentlich dessen Erörterungen in PFLÜGERS Archiv, Bd. 20, 1879, S. 10 ff.

kalen Zentren bis herab zu dem Rückenmark überhaupt in irgend einem Grade selbständige zentrale Funktionen ausüben können, von verhältnismäßig untergeordneter Bedeutung.

Wenn nun diese Frage in dem Sinne bejahend beantwortet werden muß, daß bei niederen Tieren kein Zentralgebiet solche den psychischen Lebensäußerungen in irgend einem Grade gleichende Reaktionen ganz vermissen läßt, und daß selbst bei Säugetieren, wie Kaninchen und Hunden, wenigstens bei Erhaltung der Zentralgebiete des Mittel- und Zwischenhirns ähnliche Symptome vorkommen, so kann dem gegenüber dem Zurücktreten dieser relativen Autonomie der niederen Zentren beim Menschen offenbar kein entscheidender Wert mehr beigelegt werden. Denn erstens lassen sich natürlich hier bei pathologischen Affektionen die Bedingungen nicht so beherrschen wie beim Tierversuch; zweitens aber würde es sich selbst dann, wenn jene Autonomie mit der steigenden Großhirnausbildung abnimmt, was schon nach den Erfahrungen am Tier nicht unwahrscheinlich ist, schwerlich um einen andern als um einen graduellen Unterschied handeln. Danach wird man also dem Menschen keine Stelle außerhalb der ihm sonst ähnlich organisierten Wesen anweisen, sondern höchstens in dem relativen Überwiegen der höheren, vor allem der Rindenzentren über die niedrigeren eine allmähliche Steigerung bei den höheren Tieren statuieren können, so daß beim Menschen schließlich alle von den Rindenzentren unabhängigen Reaktionen den Charakter von Reflexen zu besitzen scheinen. Nun läßt sich aber freilich eine solche Annahme mit den komplizierteren Reaktionen untergeordneter Zentren bei niedereren Tieren vom genetischen Standpunkte aus nur dann vereinigen, wenn wir voraussetzen, daß auch bei den einfachen Reflexen, die wir den auslösenden Reizen noch unschwer eindeutig zuordnen können, dennoch ein psychischer Inhalt, also irgend eine rasch vorübergehende Empfindung vorhanden sei, die den Reiz und die Bewegung begleitet. Zwar bedürfen wir dieser psychischen Glieder nicht, wenn wir uns, die zweckmäßige Organisation des Nervensystems als gegeben vorausgesetzt, den einzelnen einfachen Reflexvorgang physiologisch erklären wollen. Wir bedürfen aber ihrer unbedingt, wenn wir uns den kontinuierlichen Zusammenhang dieser einfachsten mit jenen komplizierteren Abwehr- und Anpassungsreflexen verständlich machen wollen, die man bis hoch hinauf in der Tierreihe bei der Erhaltung der Mittelhirnzentren beobachtet. Als modifizierte Reflexe dokumentieren sich auch diese immerhin noch so lange, als sie durchweg eines unmittelbar vorausgehenden äußeren Reizes zu ihrer Auslösung bedürfen.

Dieser einfachsten und, sofern man überhaupt einen stetigen Zusammenhang der zentralen Funktionen annimmt, allein möglichen Deu-

tung stehen nun in der physiologischen Interpretation der Funktionen hauptsächlich zwei Vorurteile im Wege. Das eine besteht darin, daß man auch hier wieder, dem falsch verstandenen Prinzip der Einfachheit folgend, alle überhaupt mechanisch zu deutenden Reflexe eo ipso als ausgeschlossen von einer gleichzeitigen Annahme psychischer Elemente ansieht (S. 302). Dies führt dann von selbst zu der Konsequenz, daß nun plötzlich in irgend welchen höheren Zentren die sogenannte psychische Qualität durch eine Art unbegreiflichen Wunders aus nichts entstehen soll. Das zweite Vorurteil äußert sich darin, daß in den physiologischen Diskussionen über die psychische Seite irgend welcher zentraler Funktionen immer noch die FLOURENSsche Definition des Psychischen als einer Vereinigung von »Intelligenz und Willen« herrschend ist. Namentlich der Begriff der »Intelligenz« spielt eine verhängnisvolle Rolle. Wenn ein Frosch mit abgetragenem Großhirn, dessen Zweihügel erhalten geblieben sind, bei dem Sprungreflex einem in den Weg gestellten Hindernis ausweicht, oder wenn ein des Großhirns beraubter Hund sich, an einem ähnlichen Hindernis angelangt, rückwärts bewegt, so deutet man dies als Intelligenzäußerungen. Welcher Art die psychischen Vorgänge in Wirklichkeit sein mögen, die in einem solchen Tier vor sich gehen, das kann natürlich erst an einer späteren Stelle im Zusammenhang mit den hier in Frage kommenden Trieb- oder einfachen Willensvorgängen erörtert werden. Vorläufig kann es aber genügen, auf jenen Zusammenhang der in einem gegebenen Moment erregten Empfindungen mit unmittelbar oder länger vorangegangenen hinzuweisen, die uns auch diese verschiedene psychische Dignität der einzelnen Zentralgebiete im allgemeinen verständlich machen. Wir können hier das gleiche Schema, dessen wir uns bedienten, um die zunehmende Kontinuität der psychischen Reaktionen in der aufsteigenden Tierreihe zu veranschaulichen (Fig. 2, S. 58), benützen, um von dieser einigermaßen analogen Stufenfolge beim Übergang von den niederen zu den höheren Zentren ein ungefähres Bild zu entwerfen. Ein einfachster Reflex mag hier also einem Zustand entsprechen, in welchem ein Herüberwirken früherer Reizwirkungen auf folgende Reize eben deshalb nicht zu bemerken ist, weil jeder Zusammenhang zwischen den die einzelnen Reize begleitenden Empfindungen mangelt. Dem gegenüber repräsentieren die Schemata *B* und *C* schon etwas fortgeschrittenere Stufen, wie sie etwa bei Erhaltung der Mittelhirnzentren oder auch bei niederen Wirbeltieren schon bei der des Rückenmarks nach längerer Entfernung der höheren Zentren vorkommen: die Reflexe sind in diesem Fall im allgemeinen wegen ihrer ausschließlichen Erregung durch äußere Reize noch mechanisch zu deuten; aber sie zeigen schon Anpassungen, für deren physiologische Erklärung man auf bleibendere Nach-

wirkungen vorangegangener Reizbewegungen zurückgehen, und bei denen man eben deshalb auch länger dauernde und zum Teil untereinander verbundene psychische Korrelatvorgänge annehmen muß. Endlich das Schema *D* repräsentiert die Verbindungen engeren und weiteren Umfangs, die in einem höheren Zentralorgan, etwa in einem Rindenzentrum, sich ausbilden können. Dieser Übertragung des Schemas auf Zentren, die selbst wieder Teile eines einzigen komplexen Zentralorgans ausmachen, muß jedoch beigefügt werden, daß die psychophysische Verfassung eines jeden dieser Gebiete keine unveränderliche ist, sondern insbesondere bei den niederen Zentren von dem Zusammenhang mit den höheren abhängt. Solange dieser Zusammenhang erhalten bleibt, funktionieren die niederen im allgemeinen als bloß mechanische Hilfsapparate der höheren: es kommt in ihnen nicht zur Ausbildung von Dispositionen, durch die vorangegangene Reizungsvorgänge auf spätere in einem merklichen Grade einwirken. Sobald die höheren Zentren hinwegfallen, gewinnt das niedere Zentralgebiet eine größere Selbständigkeit, deren Grad übrigens mit der Differenzierung der einzelnen ein vollständiges Zentralorgan bildenden Glieder zusammenhängt. Doch wird dadurch das Prinzip der Oberherrschaft des höchsten Zentrums nicht wesentlich alteriert. So regiert der Schlundganglienring eines Ringelwurms, solange das Tier unversehrt ist, die Bewegungen der einzelnen Teile ähnlich wie noch das Gehirn der höheren Wirbeltiere die Bewegungen sämtlicher Körperteile. Aber wenn man den Ringelwurm zerschneidet, so bewegen sich die einzelnen Teile unter der Direktion der ihnen gebliebenen Glieder der Bauchganglienkette so selbständig, daß diese Reaktionen von denen des unzerstückelten Tieres wenig verschieden sind, während sich im ähnlichen Fall die niederen Zentren der höheren Tiere kaum über jene einfachsten Reflexe erheben, deren sie auch zuvor schon fähig waren. Da nun aber in diesen beiden extremen Fällen der einheitliche Charakter der physischen Lebensäußerungen durch die Oberherrschaft des höchsten Zentralgebiets bedingt ist, so muß das ähnliche notwendig auch für die psychischen Funktionen gelten, die an jene gebunden sind. So wenig das zentrale Nervensystem ein Komplex unabhängig funktionierender Organe ist, ebensowenig existiert etwa in den niederen Zentren ein besonderes Bewußtsein oder können sie in dem normalen Zusammenhang der Zentralorgane selbständige Träger einzelner psychischer Leistungen sein. Vielmehr werden sich die niederen Stufen psychischen Lebens, die wir den von ihren oberen Zentren getrennten Gebieten zuschreiben müssen, im wesentlichen erst infolge dieser Isolierung entwickeln. Abgesehen von einzelnen der Erhaltung der vegetativen Lebensvorgänge dienenden Reflexen, wie denen des Herzens, der Atmungsorgane, der Darmbewegung usw. sind daher die niederen Zentren

im allgemeinen Organe der höheren, und diese selbst bilden wieder einen einheitlichen Zusammenhang physiologischer Funktionen, der seinen psychologischen Ausdruck in der Einheit des Bewußtseins findet. Wenn also ein niederes Zentrum nach seiner Isolierung Symptome bietet, die wir als niedere Bewußtseinssymptome deuten können, so ist dabei nie zu vergessen, daß es sich hier nicht um ein Separat- oder ein »Unterbewußtsein« handelt, das zuvor schon existiert hätte, sondern um einen Zustand, der sich unter den neu eingetretenen Lebensbedingungen erst ausgebildet hat.

Die Frage nach der psychologischen Bedeutung der niedereren Zentralorgane ist zum ersten Mal aktuell geworden durch PFLÜGERS Arbeit über die »sensorischen Funktionen des Rückenmarks«[1]. Unter »sensorisch« verstand er dabei solche Funktionen, die sich nicht als einfache mechanische Reflexe deuten ließen, sondern eine Mitwirkung irgend welcher psychischer Motive zu verraten schienen. PFLÜGERS Versuche wurden mannigfach für und wider erörtert, am lebhaftesten aber von GOLTZ angegriffen, der PFLÜGERS Beobachtungen im wesentlichen als rein physiologische Anpassungsreflexe zu deuten suchte[2]. Nichtsdestoweniger ist es GOLTZ selbst mit seinen Schülern gewesen, der später durch zahlreiche Versuche, namentlich durch die früher (S. 320ff.) erwähnten über den großhirnlosen Hund viel dazu beigetragen hat, die bis dahin fast unumschränkt geltende Lehre von der ausschließlichen Gebundenheit der psychischen Leistungen an das Großhirn wankend zu machen. Ähnlich sprachen sich aber CHRISTIANI[3], HITZIG[4] u. a. auf Grund von Beobachtungen an Kaninchen und Hunden für die Beteiligung subkortikaler Zentren an den psychischen Funktionen aus. Auf der andern Seite waren es besonders die von TH. MEYNERT auf Grund seiner Arbeiten über den Aufbau des Gehirns entwickelten Anschauungen, die einer unumschränkten Suprematie der Großhirnrinde das Wort redeten. Indem MEYNERT die letztere als ein Spiegelbild der gesamten Körperperipherie, besonders seiner Empfindungsprovinzen betrachtete, rückten von selbst die subkortikalen Zentren in die Rolle von Durchgangsstationen herab, in denen zwar, durch die grauen Massen vermittelt, reflektorische Reizübertragungen, aber keinerlei selbständige psychophysische Leistungen möglich sein sollten. Diese fielen allein der Großhirnrinde zu, und zwar in der doppelten Form einer Repräsentation der peripheren in den zentralen Sinnesflächen durch die zwischen beiden die Leitung vermittelnden Systeme von »Projektionsfasern« und einer Verknüpfung der verschiedenen zentralen Sinnesflächen mit einander durch die Systeme der »Assoziationsfasern«[5]. Indem MUNK von diesen anatomischen Anschauungen bei seinen Tierversuchen geleitet wurde, interpretierte er die Ergebnisse der letzteren durchweg im Sinne einer ausschließlichen Geltung der Großhirnrinde

---

[1] E. PFLÜGER, Die sensorischen Funktionen des Rückenmarks, 1853.
[2] GOLTZ, Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches, 1869.
[3] CHRISTIANI, Zur Physiologie des Gehirns, 1885, S. 52 ff.
[4] HITZIG, Altes und Neues über das Gehirn, 1903, S. 589 ff.
[5] MEYNERT, Vom Gehirn der Säugetiere, in STRICKERS Handbuch der Lehre von den Geweben, 1871, S. 694 ff.

als Seelenorgan. Auch die Unterscheidung des Projektions- und des Assoziationssystems kehrte bei ihm in physiologisch umgewandelter Form in seinen »Rindenzentren« und »Seelenzentren« wieder; von ihnen sollten die ersteren den niederen, die letzteren den höheren Bewußtseinsfunktionen bestimmt sein[1]. Diese Anschauungen sind nun von anatomischer Seite schon durch den Nachweis hinfällig geworden, daß ausgedehnte Gebiete der Großhirnrinde nicht in direkter Verbindung mit sogenannten Projektionsfasern stehen. Mag man über den Umfang der von FLECHSIG unterschiedenen »Assoziationszentren« zum Teil noch verschiedener Meinung sein, darüber besteht kaum mehr ein Zweifel, daß die Hirnrinde nicht als ein bloßes Abbild der Körperperipherie angesehen werden kann, wie denn auch die Annahme MEYNERTS und MUNKS, wonach die motorischen Zentren HITZIGS und FERRIERS mit den entsprechenden Sinneszentren identisch seien, vor allem durch die näheren Nachweise über die in der Region der zentralen Hör- und Sehflächen gelegenen, aber von ihnen deutlich gesonderten Artikulations- und okulomotorischen Zentren hinfällig geworden ist. Den entscheidenden Schlag gegen die ausschließliche Geltung der Großhirnrinde als psychophysisches Zentralorgan haben aber endlich die Tierversuche geführt, die nicht bloß beim Frosch, sondern bis herauf zu den höheren Säugetieren die Möglichkeit des Fortbestands einfacher psychischer Reaktionen nach völligem Verlust der Großhirnhemisphären erwiesen[2].

Was bei der Beurteilung der Leistungen solcher großhirnloser Tiere manches zu wünschen übrig läßt, das ist nur die psychologische Deutung der Erscheinungen. Auf der einen Seite spielt nämlich hier immer noch der unbestimmte Vulgärbegriff der »Intelligenz« eine bedenkliche Rolle. Auf der andern sucht nur zu oft der Physiologe, wenn seine eigenen Hilfsquellen versagen, bei der mystischen Psychologie der vormaligen Naturphilosophie Rettung. Im ersten Fall interpretiert man in der auch in der Tierpsychologie üblichen Weise Reaktionen, die sich in ihrer ganzen Erscheinung als kurzdauernde Assoziationen dokumentieren, als wenn sie aus irgend welchen logischen Denkakten hervorgingen, wobei aber der Beobachter im Grunde nur seine eigenen Überlegungen über die Erscheinungen in die Tiere selber verlegt[3]. Im zweiten Fall soll der ominöse Begriff des »Unterbewußtseins« der Retter in der Not sein. Wie dem Kleinhirn gelegentlich ein Unterbewußtsein zugeschrieben wird, das sogar genialer Leistungen oder wenigstens der Vorbereitung zu ihnen fähig sein soll (siehe oben S. 334), so residieren angeblich auch in den andern subkortikalen Zentren und schließlich im Rückenmark solche Dii minorum gentium. Geschichtlich gehen diese Vorstellungen auf die Psychologie eines G. H. VON SCHUBERT, ENNEMOSER und anderer Naturphilosophen zurück. Zu den Spekulationen dieser Mystiker über ein Unter- oder auch Oberbewußtsein, das sie im Traum, in der Ekstase, der Somnambulie annahmen, hat der Hypnotismus zum Teil wieder zurückgeführt. Wie in der Hypnose selbst die Erscheinungen des »animalischen Magnetismus« von neuem auflebten, so hat sich auch die moderne Hypnotismuspsychologie nicht selten ähnlichen Anschauungen wieder zugewandt. Auch fand das »Unter-

[1] H. MUNK, Über die Funktionen der Großhirnrinde.
[2] Vgl. oben S. 320.
[3] Vgl. meine Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele[4], S. 372ff.

bewußtsein« in dem gleichzeitig in der Philosophie sich regenden Begriffe des »Unbewußten« eine gewisse Stütze. Unterbewußtes und Unbewußtes alliierten sich. Wo das eine nicht half, konnte man nötigenfalls noch das andere gebrauchen. Nachdem so das Unterbewußtsein seinen Einzug in die Physiologie gehalten, lag es aber nicht mehr allzu fern, diesen Begriff auch auf das Verhältnis der verschiedenen Zentren, denen man seelische Funktionen zuschrieb, anzuwenden. Auch dazu lagen die Vorbilder einigermaßen schon in der Vergangenheit, wo die naturphilosophische Medizin namentlich geneigt gewesen war, dem Gangliennervensystem ein Unterbewußtsein zuzuschreiben, das im Schlaf während der Ruhe des Oberbewußtseins seine Tätigkeit fortsetze. Nun lehren aber die Tatsachen, daß die Selbständigkeit, welche die subkortikalen Zentren nach der Seite der psychischen Funktionen darbieten, überall erst zutage tritt, wenn sie dem Einflusse der kortikalen Zentren entzogen sind, und daß es im allgemeinen sogar einer gewissen Zeit bedarf, bis jene diese relative Selbständigkeit erlangen. Höchstens ließe sich also davon reden, daß, nachdem durch den Hinwegfall der höheren Zentren die umfassendere Form des Bewußtseins verloren gegangen ist, eine unvollkommenere, den beschränkteren Verbindungen zentraler Elemente entsprechend, sich herstellt, ähnlich wie dies das Schema der Fig. 2 (S. 58) veranschaulicht. Bei Wirbellosen, deren Nervensystem aus einer größeren Anzahl annähernd ähnlicher Glieder besteht, dürfte demnach auch bei der Trennung selbst das vorher einheitliche Bewußtsein in mehrere unvollkommenere Bewußtseinseinheiten zerfallen, deren jedes einem selbständig fortlebenden Teil des Körpers entspricht. Aber nirgends, außer bei den Individuenstöcken, die wirklich nur Vereinigungen zentral völlig unabhängiger Wesen sind, läßt sich der Begriff eines ursprünglichen Nebeneinander solcher Einheiten aufrecht erhalten, wie es in jenen naturphilosophischen Theorien angenommen wird. In dieser Beziehung hat die Idee eines mehrfachen Bewußtseins innerhalb eines einheitlichen Organismus ebensowenig einen Halt in der physiologischen Beobachtung, wie sie einen solchen in der Analyse der Bewußtseinsvorgänge selbst findet. Diese lehrt, daß das eine Bewußtsein, das der Einheit der psychophysischen Organisation entspricht, sehr verschiedene Grade der Ausbildung bei verschiedenen Tieren und bei einem und demselben in verschiedenen Momenten besitzen kann, aber sie läßt nirgends die Annahme zu, daß das psychische Leben aus einem Nebeneinander über- und untergeordneter Bewußtseinsformen besteht[1].

7. Beispiele psychophysischer Analyse komplexer Großhirnfunktionen.

a. Die Sehzentren.

Unter den Sinnesnervenleitungen sind es vor allem die Hör- und die Sehleitung, die durch den verwickelten, eine große Zahl zentraler Gebiete verknüpfenden Verlauf ihrer Bahnen, wie ihn die Figuren 77 u. 78 (S. 231 u. 234) schematisch veranschaulichen, zu einer physiologischen Analyse herausfordern. Doch fehlt es hierzu beim Gehörssinn an den zureichen-

[1] Vgl. später Abschnitt V, Kap. XVIII.

den Anhaltspunkten für die funktionelle Deutung der einzelnen in die Hörnervenleitung eingehenden Gebiete. Namentlich lassen sich die Verbindungen mit bestimmten sensumotorischen und regulatorischen Zentren, wie den oberen Vierhügeln, dem Kleinhirn usw., vorläufig nur ganz im allgemeinen auf die Wechselwirkungen zwischen den Gehörseindrücken und den rhythmischen Bewegungen zurückbeziehen. Der zentrale Mechanismus dieser Bewegungen selbst liegt aber bis jetzt allzu sehr im Dunkeln, als daß jener allgemeine Begriff einer Wechselbeziehung in bestimmtere Vorstellungen übergeführt werden könnte. Günstiger sind wir hier beim Gesichtssinn gestellt, vielleicht weniger deshalb, weil die Untersuchung der anatomischen Substrate eine vollständigere wäre, als deshalb, weil die physiologische und psychologische Analyse der Funktionen selbst weiter gefördert ist.

Anatomisch und physiologisch ist zunächst der Sehakt dadurch ausgezeichnet, daß er, was in analoger Weise wohl nur noch für die Geruchsempfindungen zutrifft, gewissermaßen von Anfang an ein zentraler Vorgang ist, insofern die Retina einem an die Peripherie des Körpers verlegten Hirngebiet entspricht. Demgemäß erscheint schon die Retina keineswegs als ein einfacher Aufnahmeapparat für die äußeren Lichtreize, sondern als ein verwickelt aufgebautes Organ, das nicht nur Nervenendigungen, sondern auch mannigfache, der Verknüpfung mit andern, höher gelegenen Nervenzentren bestimmte gangliöse Gebilde enthält. Der einzige elementare Prozeß, der schon in diesem peripheren Organ in gewissem Sinne seinen Abschluß findet, ist wohl jene Transformation der äußeren Lichtbewegungen in irgend einen photochemischen Vorgang, als dessen psychische Korrelaterscheinung wir die Licht- und Farbenempfindung betrachten müssen. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind die spezifischen Sinneszellen der Retina, die Zapfen und Stäbchen (*Z*, *S* Fig. 78), die Stätten dieser Transformation[1].

Daran schließt sich nun erst der eigentliche Sehvorgang, der durch jene photochemischen Prozesse nur insofern vorbereitet wird, als dieselben den in den Optikusbahnen verlaufenden Erregungen ihre besondere qualitative Eigentümlichkeit verleihen. Der Sehvorgang selbst aber setzt sich aus den mannigfachen Verbindungen zusammen, in die jene primären optischen Erregungen treten, und durch die sie erst ihren konkreten, stets eine Menge von Nebenerregungen mit sich führenden Inhalt gewinnen. Vor allem werden es solche Nebenerregungen sein, die dem einzelnen optischen Reiz seine Beziehung zu andern Empfindungen mitteilen und so die Lokalisation und räumliche Ordnung der Lichteindrücke vermitteln. Daß hier das noch heute da und dort in der Physiologie

[1] Vgl. unten Abschn. II, Kap. VIII.

gebrauchte Schema einer einfachen und direkten Verbindung jedes Punktes der Retina mit einem entsprechenden Punkt des in der Occipitalrinde gelegenen Sehzentrums nicht genügt, erhellt ohne weiteres schon aus der Betrachtung der Fig. 78 (S. 234), obgleich diese sich darauf beschränkt, die einfachsten und einer relativ sicheren Deutung zugänglichen Leitungsbahnen schematisch anzudeuten, während andere, wie der bei der Helligkeitsadaptation eine wichtige Rolle spielende Pupillenreflex und die bis jetzt einer sicheren Deutung unzugängliche Zweigleitung zum Kleinhirn, unberücksichtigt geblieben sind. Am ehesten scheint sich die direkte Sehstrahlung *s s* jenem einfachsten Schema zu fügen. Doch ist schon diese Bahn in dem Thalamusgebiet, das sie durchsetzt (*A K*), durch Knotenpunkte unterbrochen, in denen wahrscheinlich zugleich Verbindungen mit andern Bahnen stattfinden. Sodann bewirkt, wie wir oben (S. 235, 280 ff.) sahen, die Kreuzung der Sehnerven eine teilweise Umlagerung der Bahnen der rechten und linken Seite, die den Funktionen des binokularen Sehens angepaßt ist, dabei aber zugleich auf eine Beziehung zu den von der Occipitalrinde ausgehenden zentrifugalen motorischen Innervationen hinweist. Diese Beziehung gewinnt überdies in der Struktur der Sehrinde (S. 269) sowie in der wahrscheinlichen Existenz von ihr ausgehender zentrifugaler Leitungen (*c' f'* Fig. 78) ihre Stütze. Weiterhin ist aber eine zweite Hauptleitung der Sehnervenbahnen, die in Anbetracht der Lage des Chiasma ohne Zweifel an jenen die Hauptbahn umfassenden Kreuzungen in entsprechender Weise teilnimmt, nach dem Mittelhirngebiet gerichtet, wo sie im oberen Vierhügel (*O V*) in eine doppelte Verbindung eintritt. Die erste ist eine reflektorische zu den Kernen der Augenmuskelnerven (*r r*), die wahrscheinlich je nach der im Chiasma stattfindenden Faserverteilung und nach den durch das binokulare, panoramische oder stereoskopische, Sehen gesetzten Bedingungen eine gleichseitige und eine gekreuzte zugleich ist. Die zweite Verbindung ist eine sensorische, indem jene mutmaßlich zentrifugalen Optikusendigungen in der Retina (*cf*) ebenfalls im Mittelhirngebiet entspringen. Die Erregungen, die auf dieser Bahn geleitet werden, können teils von der im gleichen Hirngebiet endigenden zentripetalen Bahn *c p*, teils von der ihm vom Sehzentrum aus zugeleiteten höheren zentrifugalen Bahn *c' f'* zugeführt werden: in beiden Fällen werden wohl, wie die funktionellen Beziehungen vermuten lassen, die Bahnen einen gekreuzten Verlauf nehmen, da es nahe liegt, in diesem zentrifugalen System *c f*, *c' f'* die Substrate der Miterregungen zu sehen, die sich auch physiologisch als Mitempfindungen nachweisen lassen, während sie außerdem wahrscheinlich bei den Funktionen des binokularen Sehens eine mitwirkende Rolle spielen. Im Hinblick auf die bei den letzteren wirksamen motorischen Synergien und ihre Abhängigkeit von

den sensorischen Erregungen des Sehzentrums wird aber der zentrale Anteil $c' f'$ dieser zentrifugalen Bahn, neben der Verbindung mit ihrer sensorischen Fortsetzung $c f$, mutmaßlich noch eine weitere mit der motorischen Bahn $r r$ eingehen, so daß nun die Regulierung der Augenbewegungen nach den Lichteindrücken auf doppeltem Wege stattfinden kann: reflektorisch durch direkte Auslösung von $c p$ her, und zentromotorisch durch die von der Sehrinde aus in $c' f'$ zugeleiteten Erregungen.

Nun ist natürlich im allgemeinen vorauszusetzen, daß jede Erregung, die irgend einen Punkt des peripheren Sehorgans trifft, die verschiedenen Leitungswege, die sich ihr eröffnen, gleichzeitig einschlägt, solange nicht infolge von Leitungsunterbrechungen bestimmte Bahnen unzugänglich geworden sind. In dem ganzen Komplex von Organen, die auf solche Weise bei einem einzelnen Sehakt zusammenwirken, bilden die Retina einerseits und das Sehzentrum der Occipitalrinde anderseits die einander gegenüberliegenden Hauptzentren, von denen das erste, am meisten nach außen gekehrte bei der Entstehung der Empfindung, das zweite, zentralste bei der letzten Verbindung der einzelnen funktionellen Komponenten des Sehaktes die entscheidende Rolle spielt. Jene Umsetzung der Lichtschwingungen in photochemische Vorgänge, die in den Elementen der Retina stattfindet, ist mindestens zur ersten Entstehung von Lichtempfindungen unerläßlich; denn, wie die Beobachtung Blindgeborener lehrt, kann das Gehirn, ohne daß zuvor die Netzhaut in Funktion war, keine Lichtempfindungen vermitteln. Dagegen können die einmal entstandenen Sehfunktionen nach der Entfernung des äußeren Sinnesorgans fortdauern, da noch der Erblindete mit atrophischen Sehnerven, wenn er überhaupt einen lebhaften Farbensinn besaß, farbige Erinnerungsbilder sieht und sich namentlich farbenreicher Träume erfreuen kann. Hiernach muß man annehmen, daß die Erregungsvorgänge in den zentralen Apparaten, insbesondere in denen des occipitalen Sehzentrums, durch den Einfluß, den die äußeren Reizungsvorgänge auf sie ausüben, selbst allmählich diesen letzteren ähnlich werden, eine Veränderung, die mit der in so manchen andern Tatsachen sich bestätigenden großen Adaptationsfähigkeit der zentralen Nervensubstanz an die wechselnden Erregungsbedingungen zusammenhängt. Wie hier in intensiver, so dokumentiert sich nun in extensiver Richtung diese Adaptationsfähigkeit auch bei dem zentralen Sehprozeß in den mannigfachen Stellvertretungen, die bei der Ausschaltung bestimmter Zentralteile wirksam werden. Abgesehen von den unerheblicheren Erscheinungen dieser Art, die bei zentralen Läsionen wahrscheinlich auf die vikariierende Funktion benachbarter Teile desselben Hirngebiets, z. B. einzelner Teile der Sehrinde für einander, zurückzuführen sind, kommen hier namentlich zwei von einander wieder sehr verschie

dene Stellvertretungen zwischen den beiden Hauptgebieten der Sehleitung, dem Mittel- und dem Großhirngebiet, in Betracht. Da beide Gebiete sensorische und motorische Leitungen der gleichen peripheren Organe in sich vereinigen, so ist an und für sich eine Erhaltung gewisser wesentlicher Sehfunktionen, und durch eintretende Übung ein teilweiser Ersatz des hinwegfallenden andern Zentralgebietes möglich. In der Tat bestätigt dies, wie wir sahen, die Beobachtung. Besonders trifft es in dem Sinne zu, daß das Sehzentrum des Mittelhirns noch die wesentlichsten Sehfunktionen unterhalten kann, wenn das occipitale Sehzentrum hinwegfällt (S. 313 ff.). Freilich zeigen dabei zugleich die immerhin selbst nach ausgiebiger Stellvertretung zurückbleibenden Defekte, daß der normale Sehakt eine komplexe Funktion ist, die an das Zusammenwirken aller dieser selbst schon mit komplexen Funktionen behafteten Zentren gebunden ist.

Bei dieser Analyse der zentralen Sehfunktionen sind namentlich zwei Momente noch außer Betracht geblieben, deren Bedeutung wir zwar im allgemeinen vermuten, aber bis jetzt nicht näher im einzelnen abschätzen können: das eine besteht in den Beziehungen zu den im Kleinhirn vorhandenen motorischen Regulationsvorrichtungen, das andere in den durch die Assoziationssysteme der Großhirnrinde vermittelten Verbindungen mit andern Sinneszentren sowie mit zentraleren Hirngebieten, die nicht direkt bestimmten Sinnesgebieten zugeordnet sind, sondern selbst schon Vereinigungspunkte verschiedener sensorischer und motorischer Leitungsbahnen enthalten. Da keine optische Erregung denkbar ist, die nicht in irgend einem Grade wenigstens einen Teil dieser mannigfachen Miterregungen auslöst, so würde sich schon aus den morphologischen Verhältnissen der Sehleitung und aus der physiologischen Analyse der Vorgänge mit Sicherheit der Schluß ergeben, daß ein noch so einfacher Sehakt stets ein zusammengesetzter physiologischer Vorgang ist, auch wenn die psychologische Analyse der Sehprozesse nicht mit zwingender Notwendigkeit auf diese Komplikation der Bedingungen hinwiese[1].

b. Die Sprachzentren.

Mit dem Namen der »Sprachregion« pflegt man ein Rindengebiet zu bezeichnen, dessen Läsionen, mögen sie nun ausgedehntere oder beschränktere Teile desselben treffen, von Störungen der Sprachfunktionen begleitet sind, ohne daß sich gleichzeitig andere psychische Störungen, namentlich solche der sogenannten »Intelligenz«, bemerklich zu machen pflegen. Wo letzteres der Fall ist, da hat man stets guten Grund, dies auf weitergreifende Veränderungen anderer Rindengebiete zurückzuführen.

[1] Vgl. unten Abschn. III das Kapitel über die Gesichtsvorstellungen.

Auch können solche durch diffuse Hirnerkrankungen veranlaßte psychische Störungen von Sprachstörungen oder von einer völligen Aufhebung der Sprache begleitet sein, ohne daß die Sprachregion selbst direkt betroffen ist. Da in diesem Fall die Sprachstörungen offenbar sekundäre Symptome sind, so haben für die Beziehungen der Sprache zu bestimmten Rindengebieten nur jene Erscheinungen eine Bedeutung, die bei ausschließlicher Verletzung der eigentlichen Sprachregion beobachtet werden. Diese Region hat nun, im Unterschiede von den durchgängig bilateral auf der Hirnrinde angelegten Sinneszentren, wie schon früher bemerkt wurde[1], die Eigenschaft ausschließlich unilateral, und zwar bei der gewöhnlichen rechtshändigen Beschaffenheit des Menschen, der Kreuzung der Leitungsbahnen entsprechend, linksseitig ausgebildet zu sein, wobei zugleich das Rindengebiet der gegenüberliegenden Seite nicht etwa einer andern Funktion dient, sondern teils wohl nur eine für gewöhnlich relativ zurücktretende Funktionshilfe leistet, teils aber bei Aufhebung der Funktion des Hauptzentrums durch eine in den neuen Bedingungen begründete spezielle Einübung allmählich für dasselbe eintritt. Dies wenigstens scheint der einzige Weg zu sein, um die in solchen Fällen, wo das linksseitige Sprachzentrum in weitgehendem Umfang zerstört war, trotzdem beobachtete Restitution der Funktionen zu erklären.

Die ganze »Sprachregion« zerfällt nun nach den pathologischen Beobachtungen über die nach partiellen Zerstörungen derselben eintretenden Erscheinungen in mehrere Unterregionen oder sogenannte »Sprachzentren«, deren jedes einem bestimmten Teil der Funktionen der Sprache vorzustehen scheint. Am frühesten unter ihnen ist wegen der augenfälligen Folgen seiner Verletzungen das »motorische Sprachzentrum« aufgefunden worden: es nimmt die Rinde des hinteren Dritteils der dritten Stirnwindung ein (BROCAsche Windung, *M* Fig. 102). Zerstörung dieses Gebiets und seiner subkortikalen Fasern ziehen die Erscheinungen der »motorischen« oder »ataktischen« Aphasie nach sich: sie besteht, je nach der Ausdehnung der Zerstörung, in vollständiger Aufhebung der Sprachbewegungen oder bloß in der Aufhebung oder Erschwerung einzelner Artikulationen, bei übrigens erhalten gebliebener willkürlicher Innervation der Sprachmuskeln. Unter den übrigen Zentren scheidet sich am deutlichsten das »sensorische« oder »akustische Sprachzentrum« durch den ausgeprägten Charakter der seine Läsionen begleitenden Symptome: es nimmt die erste Schläfewindung, namentlich die beiden hinteren Dritteile derselben ein (*A* Fig. 102), ohne daß sich übrigens dieses Gebiet von dem in die gleiche Gegend fallenden allgemeinen Hörzentrum deutlich

[1] Vgl. oben S. 288 f.

sondern ließe (WERNICKEsches Zentrum). Zerstörungen desselben haben die Erscheinungen der »sensorischen« oder »amnestischen Aphasie« zur Folge: die Worte können meist vollkommen artikuliert, nachgesprochen oder gelesen werden; aber der Patient hat die Fähigkeit verloren, für seine Vorstellungen die entsprechenden Worte zu finden, und in extremen Fällen vermag er die Worte zu hören, aber nicht zu verstehen, d. h. mit ihrem Bedeutungsinhalt zu assoziieren, ein Zustand, den man als »Worttaubheit« bezeichnet hat. Auch diese Störungen treffen je nach dem Umfang der Verletzung entweder den ganzen Wortschatz der Sprache oder nur einzelne Bestandteile desselben, letzteres namentlich bei den geringeren Graden der »Amnesie«, die überhaupt durch alle möglichen

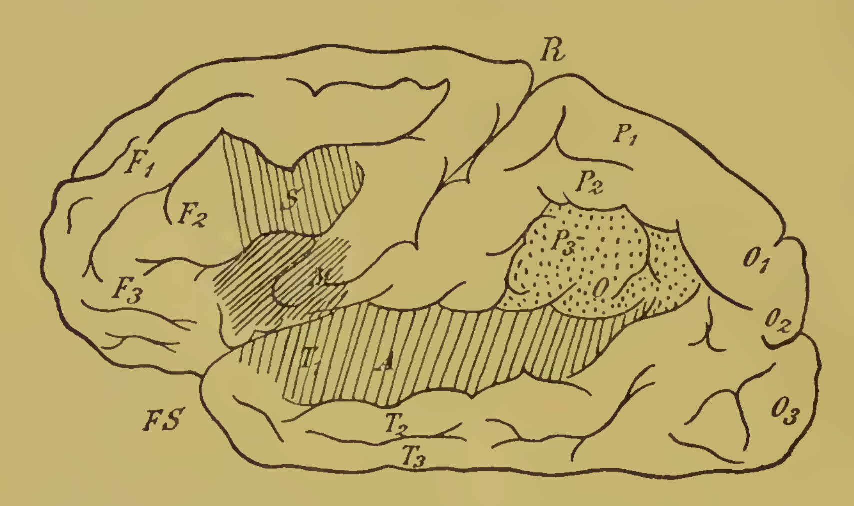


Fig. 102. Lage der Sprachzentren in der Rinde der linken Großhirnhemisphäre. *M* motorisches, *A* akustisches, *O* optisches Sprachzentrum. *S* Zentrum der Schreibebewegungen. (Die Bedeutung der übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 65, S. 191.)

Gradabstufungen in die Zustände der gewöhnlichen Gedächtnisschwäche übergehen können. So werden zuweilen bloß einzelne Wortklassen, namentlich Eigennamen und Gegenstandsbezeichnungen oder in schwereren Fällen alle Wörter mit Ausnahme der am häufigsten gebrauchten Partikeln und Interjektionen vergessen. Man pflegt danach totale und partielle Amnesie zu unterscheiden. Als eine besondere, übrigens meist zugleich in das Symptomenbild der ataktischen Aphasie hinüberspielende Unterform der partiellen Amnesie läßt sich endlich die sogenannte Paraphasie betrachten: sie besteht in ihrer amnestischen Form darin, daß für ein bestimmtes Wort ein anderes, falsches eingesetzt wird; in ihrer ataktischen darin, daß das Wort falsch ausgesprochen wird, weil einzelnen Lauten andere substituiert werden.

Etwas unsicherer verhält es sich mit der Lokalisation zweier weiterer, an sich nicht zur Sprache im engeren Sinne des Wortes gehöriger, aber

mit ihr nahe zusammenhängender Funktionen: des Schreibens, das sich, als eine vorzugsweise motorische Leistung, der Artikulation der Laute, und des Lesens, das sich, als ein mehr sensorischer Vorgang, zunächst der akustischen Wortauffassung anschließt. Mehrfach wurde beobachtet, daß einer Aufhebung der Schreibebewegungen, bei im übrigen erhaltener willkürlicher Kontraktionsfähigkeit der beteiligten Muskeln, die Läsion eines unmittelbar über dem motorischen Zentrum gelegenen, der zweiten Stirnwindung angehörigen Rindengebietes zugrunde lag (*S* Fig. 102). Man hat dieses Symptomenbild als Agraphie bezeichnet. Es ist übrigens, wie es scheint, selten rein ausgebildet, sondern bald eine Begleiterscheinung der motorischen Aphasie, bald mit Störungen auch der sonstigen willkürlichen Hand- und Fingerbewegungen verbunden. Auch zeigt die Vergleichung mit der Lage der allgemeinen Bewegungszentren (Fig. 88, S. 254), daß die letzteren und die Zentren für die speziellen Funktionen des Sprechens und Schreibens unmittelbar aneinander grenzen, soweit sie nicht ganz zusammenfallen. Dem Verhältnis des Schreibe- zum Artikulationszentrum entspricht sodann einigermaßen das des optischen zum akustischen Sprachzentrum. Ersteres scheint nämlich nach mehreren Beobachtungen einem zwischen dem allgemeinen Sehzentrum und dem akustischen Sprachzentrum gelegenen Gebiet der dritten Parietal- und zweiten Occipitalwindung (des sog. gyrus angularis, *O* Fig. 102) anzugehören. Zerstörungen dieser Region ziehen das eigentümliche Symptomenbild der »Alexie« oder »Wortblindheit« nach sich: Worte können gesprochen, auch gehört, verstanden und erinnert werden; aber die geschriebenen oder gedruckten Wortbilder werden nicht mehr verstanden, sie erscheinen als Bilder ohne Sinn, obgleich im übrigen die Funktionen des Sehens ungestört geblieben sind. Alle diese Störungen können nun nicht nur in der mannigfaltigsten Weise kombiniert, und jede wieder in verschiedenen Graden ausgebildet vorkommen, sondern sie können auch von weiteren zentralen Störungen begleitet sein, so daß sich die Symptomenbilder jener typischen Formen der Aphasie nur selten rein und unvermischt mit andern Erscheinungen darbieten. Zugleich zeigen die Läsionen der verschiedenen Regionen selbst wieder etwas abweichende Wirkungen, je nachdem mehr die Rinde selbst oder die subkortikalen Teile betroffen sind, daher man kortikale und subkortikale Störungen zu unterscheiden pflegt. Die letzteren werden auch als interkortikale oder Leitungsstörungen bezeichnet, indem man voraussetzt, daß, während die Rindenläsionen die Sprachzentren selbst treffen, solche subkortikale Verletzungen die durch Assoziationsfasern vermittelten Leitungen zwischen verschiedenen Zentren unterbrechen[1].

[1] Wernicke, Der aphasische Symptomenkomplex, 1874.

Diese mannigfachen Gradabstufungen und Kombinationen der Erscheinungen sollen nun bloß insoweit hier etwas näher verfolgt werden, als sie für die Beurteilung der psychophysischen Seite der Erscheinungen maßgebend sind und in die eigentümliche Bedeutung jener Kategorie komplexer »Zentren«, zu der die Sprachzentren gehören, einen Einblick gewähren. In dieser Beziehung sind namentlich die Verbindungen von Interesse, in denen die typischen Fälle sogenannter motorischer und sensorischer Aphasie zur Beobachtung kommen, sowie die Erscheinungen wechselseitiger Aushilfe und allmählicher Restitution der Funktionen, die dabei auftreten. Für jene Verbindungen bieten sich natürlich die Assoziationsbahnen, die überall zwischen den in Fig. 102 abgegrenzten Zentren anatomisch nachzuweisen sind, als naheliegende Hilfsmittel. Da sich jedoch mehr als diese allgemeine Möglichkeit einer Synergie der verschiedenen Zentren bis jetzt dem anatomischen Bild nicht entnehmen läßt, so pflegt die Pathologie, um über die Zusammenhänge in den einzelnen Fällen Rechenschaft zu geben, ihren Erörterungen ein geometrisches Schema zugrunde zu legen, in welchem die Zentren selbst durch Kreise, die Leitungsbahnen zu ihnen und zwischen ihnen durch einfache Verbindungslinien dieser Kreise dargestellt sind. Ein einfaches derartiges Schema zeigt z. B. die Fig. 103. Es schließt sich im wesentlichen dem von LICHTHEIM entworfenen Schema an[1]. Die kleinen Kreise *M* und *S*(*A*) bezeichnen das primäre motorische und sensorisch-akustische Sprachzentrum; *E* und *O* bezeichnen die ihnen beigeordneten sekundären Zentren, *E* das der Schreibbewegungen, *O* das der optischen Wortbilder. Neben diesen Zentren haben sich jedoch alle schematischen Darstellungen dieser Art genötigt gesehen, noch den Beziehungen zu dem Vorstellungs- oder Begriffsinhalt der Wörter durch ein sogenanntes »Begriffszentrum« *C* und die nach ihm gerichteten Verbindungslinien der primären Sprachzentren *M* und *SA* Ausdruck zu geben. Dabei erhellt ohne weiteres, daß dieses Zentrum *C*, ebenso wie der ihm beigelegte Name, eigentlich nur ein unbestimmter Ausdruck für die mannigfachen Beziehungen ist, in denen die verschiedenen Sprachzentren mit allen den Rindengebieten stehen müssen, denen ein Anteil an der Entstehung des Vorstellungs- und Gefühlsinhalts der sprachlichen Bestandteile zugeschrieben werden kann, eines Inhaltes, den wir im folgenden der Kürze wegen unter dem in diesem Fall gerade

---

[1] LICHTHEIM, Brain, a journal of Neurology, Vol. 7, 1885, p. 437. Ein einfacheres bloß das motorische und sensorische Zentrum berücksichtigendes Schema, an welches das LICHTHEIMsche anknüpft, ist zuerst von WERNICKE (a. a. O.) entworfen worden; es ist in Fig. 103 durch die ausgezogenen Linien angedeutet. Ein dem LICHTHEIMschen ähnliches, das sachlich übereinstimmt, aber ein etwas verwickelteres äußeres Ansehen hat, ist schon vorher von KUSSMAUL entworfen worden. (KUSSMAUL, Die Störungen der Sprache, 1877, S. 183.)

wegen seiner Unbestimmtheit sich empfehlenden Ausdruck »Bedeutungsinhalt« zusammenfassen wollen. Daß nun dieser Bedeutungsinhalt unmöglich an irgendein bestimmt abgegrenztes Zentralgebiet gebunden sein kann, daß vielmehr in denselben bald diese bald jene Sinneszentren nebst noch manchen andern der unbestimmten Kategorie der »Assoziationszentren« zugehörigen Regionen eingehen werden, ist selbstverständlich. Der Kreis *C* kann hier also nur als das unbestimmte Symbol dieser mannigfachen Beziehungen gelten. Dies vorausgesetzt, macht nun das Schema zunächst das Vorkommen zweier allgemeiner Formen von Sprachstörungen verständlich. Aufhebungen einzelner Funktionen werden eintreten, wenn irgendwelche unter den Sprachzentren selbst, *M*, *S* (*A*), *E* usw., ganz oder teilweise zerstört sind; Leitungsunterbrechungen oder psychologisch ausgedrückt, Aufhebungen der zwischen den verschiedenen Teilen der Sprachfunktion stattfindenden Assoziationen werden eintreten, wenn die Verbindungsbahnen zwischen den Zentren, z. B. bei *3*, *6*, *10* usw., unterbrochen werden. Dabei müssen sich im letzteren Fall je nach der Richtung, in welcher die Vorgänge geleitet werden, bzw. in welcher die Assoziationen stattfinden, die Erscheinungen verschieden gestalten. Doch nimmt man im allgemeinen an, daß zwischen den Zentren selbst die Leitungen in jeder Richtung erfolgen können, und daß sich nur die peripheren Zuleitungen zu den beiden Hauptzentren *M* und *S* in dem Sinne gegenüberstehen, daß dem Zentrum *S* die Erregungen von den unmittelbaren Hörzentren und durch diese von den peripheren Gehörorganen zentripetal zugeführt werden, während von *M* zentrifugale Impulse zunächst zu den direkten motorischen Zentren der Hirnrinde und dann von diesen aus, wahrscheinlich zugleich unter Mitwirkung der koordinierenden und regulatorischen Zentren des Zwischen-, Mittel- und Kleinhirns, den Artikulationsorganen übermittelt werden. Dabei lassen jedoch die die Bewegungen der letzteren begleitenden Artikulationsempfindungen überdies zentripetale, von den Bewegungsorganen ausgehende Erregungen als die Substrate dieser für den ungestörten Ablauf

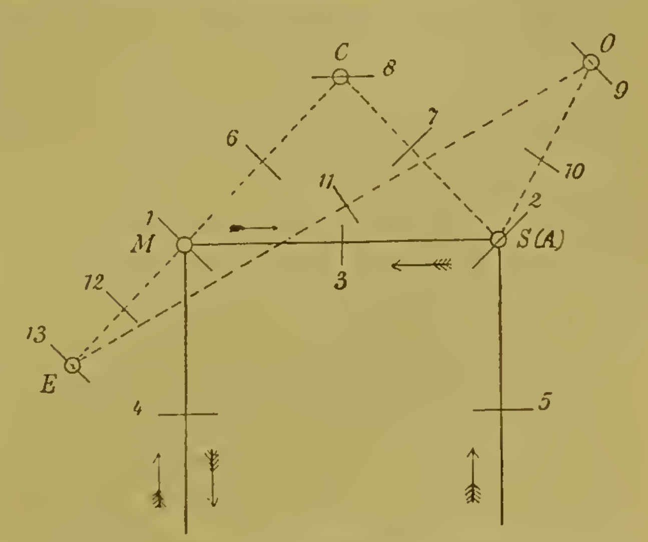


Fig. 103. Schema der Sprachzentren und ihrer Verbindungen, nach WERNICKE und LICHTHEIM.

der sprachlichen Artikulationen überaus wichtigen Empfindungen annehmen. In Fig. 103 ist dieses Verhältnis durch die zwei Pfeile bei *4* angedeutet.

Nun lassen sich ohne Schwierigkeit an einem derartigen Schema der Sprachzentren und ihrer Verbindungen die typischen Formen der Sprachstörungen und ihre möglicherweise vorkommenden Kombinationen ablesen. So wird die Zerstörung von *M* das Bild der motorischen, die von *S* das der amnestischen Aphasie; eine Läsion von *E* wird Agraphie, eine solche von *O* Wortblindheit zur Folge haben. Aber auch die bei Leitungsstörungen möglichen komplizierteren Symptome ergeben sich leicht aus dem Schema. So wird eine Leitungsunterbrechung zwischen *M* und *S* (bei *3*) bewirken, daß zwar Worte gehört und, sofern die Leitung von *S* nach *C* intakt ist, in ihrer Bedeutung verstanden werden, und daß ferner, abweichend von der kortikalen motorischen Aphasie, spontan Worte mit richtigem Bedeutungsinhalt ausgesprochen werden können, falls nur die Leitung zwischen *C* und *M* intakt ist, wogegen gehörte Worte nicht oder nur mit Schwierigkeit (vielleicht durch Vermittelung der Vorstellungszentren *C*) nachgesprochen werden, weil eben die, wie man annimmt, in dem Mark des Insellappens verlaufende Assoziationsbahn zwischen *M* und *S* nicht mehr funktioniert. Ähnliche Folgerungen ergeben sich bei Leitungsunterbrechungen zwischen *M* und *E*, *S* und *O*, *O* und *E*. Eine Unterbrechung bei *12* wird z. B. bewirken, daß das Nachschreiben gehörter Worte aufgehoben ist, während, falls nur die Leitung *O E* fortbesteht, das Abschreiben gesehener Schriftbilder noch möglich ist, usw.

So vollständig nun aber auch dieses Lokalisationsschema über die mannigfachen Formen möglicher Störungen Rechenschaft zu geben scheint, so ist es doch in doppelter Beziehung kein Bild der Wirklichkeit: erstens insofern es gewisse Störungen als wahrscheinlich, ja als notwendig voraussagt, die tatsächlich gar nicht oder doch nur mit erheblichen Einschränkungen und Modifikationen vorkommen; und zweitens weil es eine Menge von Erscheinungen, namentlich von qualitativen Eigentümlichkeiten der Störungen und von Aushilfsleistungen durch Wechselwirkungen verschiedener Funktionen, unerklärt läßt[1]. In ersterer Beziehung mag es hier genügen, auf das auffallendste Beispiel einer solchen Inkongruenz zwischen dem anatomischen Schema und der tatsächlichen Beziehung der Funktionen hinzuweisen: auf die Annahme von Leitungsstörungen zwischen *S* und *M*, die, bei erhaltenem Wortverständnis und spontaner Wortbildung, die Umsetzung des gehörten in das gesprochene Wort beseitigen sollten.

---

[1] Vgl. hierzu die kritischen Bemerkungen, Völkerpsychologie, Bd. 1², I, S. 530ff.

Erscheinungen solcher Art kommen in reiner Form überhaupt nicht vor; man hat meist Symptome von Paraphasie hierher gestellt, die komplizierteren Ursprungs zu sein scheinen[1]. Diese Inkongruenz zwischen dem Schema und der Wirklichkeit hängt aber offenbar mit einer weiteren unzutreffenden Voraussetzung zusammen, bei welcher der tatsächliche psychologische Zusammenhang der Sprachfunktionen unbeachtet geblieben ist: mit der Voraussetzung nämlich, daß die Zentralgebiete *C*, deren Funktion zur Entstehung des »Bedeutungsinhaltes« einer Wortvorstellung gefordert wird, in gleicher Weise mit den motorischen wie mit den sensorischen Sprachzentren verbunden seien. Das ist nach den normalen Erscheinungen der sprachlichen Assoziationen durchaus unzutreffend. Vielmehr zeigt sich die Möglichkeit einer Artikulationsbewegung so innig mit dem akustischen Wortbild assoziiert, und das letztere bewährt sich so oft selbst als ein zeitlich der Artikulation vorausgehender Bestandteil der gesamten Wortkomplikation, daß es viel wahrscheinlicher sein würde, den indirekten Weg *C S M*, als den direkten *C M* für jene Assoziation anzunehmen. Ist dies der Fall, dann wird aber selbstverständlich auch das als Folge der Leitungsunterbrechung bei *3* vorausgesagte Symptomenbild ein wesentlich anderes sein: Übertragung des gehörten in das artikulierte Wort und spontane Artikulation müßten dann immer gleichzeitig gestört sein. Trifft letzteres trotzdem nicht in allen Fällen vollständig zu, so beweist das wiederum nur, daß bei der Aufstellung des Schemas funktionelle Momente unberücksichtigt geblieben sind, deren entscheidender Einfluß die Brauchbarkeit eines solchen Schemas überhaupt zweifelhaft macht. In den verschiedenen Versuchen, durch die man in neuerer Zeit diesen Mängeln der älteren Schemata abzuhelfen gesucht hat, tritt diese Unmöglichkeit, die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen in irgend einer komplizierteren Konstruktion zu fixieren, darin zutage, daß man sich genötigt sieht, eine große Zahl solcher Konstruktionen auszuführen, deren jede höchstens eine bestimmte Gruppe von Fällen verdeutlichen kann, die sich aber in keine Verbindung miteinander bringen lassen![2] Darin zeigt es sich eben, daß ein festes anatomisches Bild hier immer unzulänglich bleibt, daß vielmehr ein funktionelles Schema gefordert ist, das zugleich den wechselnden Verhältnissen nicht bloß des Ausfalls, sondern auch der Einübung und der eventuell eintretenden Stellvertretung Rechnung tragen kann.

---

[1] S. Freud, Zur Auffassung der Aphasien, 1891. Störring, Vorlesungen über Psychopathologie, 1900, S. 127 ff.

[2] Solche mehrfache Schemata sind z. B. von G. Störring, Vorlesungen über Psychopathologie, 1900, S. 143 ff. und von A. Tschermak, Physiologie des Gehirns, in Nagels Handbuch der Physiologie, Bd. 4, I, 1905, S. 107 ff. konstruiert worden.

In der Tat machen sich solche funktionelle Momente vor allem in zwei Gruppen von Erscheinungen geltend, die ihrem ganzen Charakter nach der Einordnung irgendwelcher Störungssymptome in ein festes Lokalisationsschema widerstreben. Die erste dieser Erscheinungsgruppen besteht in den qualitativen Eigentümlichkeiten, die der pathologischen Amnesie im ganzen genau in derselben Weise wie dem normalen Verfall des Wortgedächtnisses im höheren Alter zukommen. Sie äußern sich darin, daß diejenigen Wörter am leichtesten dem Gedächtnis entschwinden, die im Bewußtsein mit konkreten sinnlichen Vorstellungen assoziiert sind. Das am leichtesten und darum auch im Alter am frühesten sich einstellende Symptom der Amnesie ist demnach das Vergessen der Eigennamen. Nach ihnen kommen die konkreten Gegenstandsbegriffe, wie Stuhl, Tisch, Haus u. dgl. Etwas fester haften die konkreten Verba, wie gehen, stehen, schneiden, schlagen usw., noch mehr die abstrakten Gegenstands- und Verbalbegriffe, wie Tugend, Liebe, Haß, haben, sein, werden u. dgl. Zuletzt kommen, als die Wörter, die am sichersten festgehalten werden, neben den Interjektionen die abstrakten Partikeln, wie aber, denn, und, weil usw.[1] Daß von dieser Erscheinungsfolge kein noch so verwickelt konstruiertes anatomisches Schema Rechenschaft zu geben vermag, ist einleuchtend. Dagegen erklärt sich dieselbe ohne weiteres aus den Assoziationen, in denen sich die Wortvorstellungen regelmäßig in unserm Bewußtsein befinden. Je unmittelbarer nämlich eine Wortvorstellung eine bestimmte Objektsvorstellung wachruft, um so mehr kann auch hinwiederum die letztere selbst das Wort in unserm Bewußtsein vertreten. Bekannter Personen erinnern wir uns leicht, ohne gleichzeitig ihre Namen zu reproduzieren; ebenso können konkrete Objektsvorstellungen, wie Tisch, Stuhl, Haus usw., unmittelbar und ohne die sie bezeichnenden Worte in unser Denken eingehen. Die abstrakten Begriffe dagegen können nur mit Hilfe der entsprechenden Worte gedacht werden, und unter diesen sind dann wieder naturgemäß die am häufigsten gebrauchten Partikeln bevorzugt. Auf diese Weise erklären sich also die Erscheinungen der fortschreitenden Amnesie ohne weiteres funktionell aus den psychologischen Assoziationen einerseits und aus den allgemeinen Wirkungen der funktionellen Übung anderseits. Nun werden natürlich auch diese Erscheinungen ihre physiologischen Grundlagen haben. Aber diese Grundlagen können nicht irgendwie als stabile, in festen Zentren und ihren Verbindungen gegebene, sondern nur als labile, durch die Funktion selber sich ausbildende und fortwährend durch sie sich verändernde gedacht werden.

---

[1] Kussmaul, Störungen der Sprache, S. 163 f.

Zu der nämlichen Folgerung führt noch unmittelbarer die zweite oben erwähnte Gruppe von Erscheinungen: die im Gefolge der Sprachstörungen regelmäßig sich einstellenden Aushilfs- und Stellvertretungssymptome, die wiederum auf die überall hervortretende Wirksamkeit von Assoziationen und die allmähliche Einübung der letzteren hinweisen. Namentlich zeigt auch hier die sogenannte amnestische Aphasie solche assoziative Ausgleichungserscheinungen in der mannigfaltigsten Weise. Nicht selten kommt es vor, daß das Wort für einen Gegenstand unmittelbar nicht zur Verfügung steht, daß es aber sofort erinnert wird, wenn absichtlich andere Wortvorstellungen, die oft mit ihm verbunden vorkommen, reproduziert werden. In einem berühmt gewordenen Fall vermochte ein Patient, der sich durch eine Kopfverletzung eine fast totale Amnesie zugezogen hatte, die vergessenen Wörter regelmäßig dadurch zu finden, daß er sie schrieb. Ferner vermochte er Eigenschaften von Gegenständen weder zu nennen, wenn die Gegenstände selbst genannt wurden, noch wenn ihm die betreffenden Eigenschaften an andern Gegenständen vorgezeigt wurden, wohl aber, nachdem eine Besserung des Zustandes eingetreten war, dann, wenn er die Gegenstände selbst sah[1]. Man hat in solchen Fällen, die sich der Anwendung eines jeden festen Lokalisationsschemas entziehen, zuweilen von »funktioneller Aphasie« gesprochen und diese den typischen Formen kortikaler und subkortikaler Aphasie gegenübergestellt. In Wahrheit kommen aber solche Fälle von assoziativer Aushilfe so verbreitet vor, daß man wohl annehmen darf, da, wo derartige Erscheinungen namentlich bei mäßigeren Graden der Störung nicht berichtet werden, seien sie eben bloß nicht beobachtet oder nicht ausdrücklich konstatiert worden. Alle diese Störungen sind eben funktionelle und anatomische zugleich, und das erste schließt nicht das zweite an sich, sondern es schließt nur jene feste Lokalisation aus, welche in den Schematisierungen der Zentren und ihrer Verbindungen vorausgesetzt wird. Der Fehler, der hierbei unterläuft, liegt aber darin, daß man von den anatomischen Verhältnissen ausgeht, um dann die vorgefundenen funktionellen Symptome so genau wie möglich bestimmten Rindengebieten zu-

[1] Fall von GRASHEY, Archiv f. Psychiatrie, Bd. 16, S. 694 ff. Derselbe Fall ist dann weiter untersucht von R. SOMMER (Zeitschr. f. Psych. und Physiol. der Sinnesorg. Bd. 2, S. 143 und GUST. WOLFF (ebend. Bd. 15, S. 1 ff.). Vgl. die eingehendere Diskussion dieses interessanten Falles in meiner Völkerpsychologie, Bd. 1², I, S. 541 ff., und bei STÖRRING, Vorlesungen über Psychopathologie, S. 132 ff. Eine Übersicht der weiteren, sehr umfangreichen neueren Literatur über Aphasie und Amnesie gibt O. VOGT, Zeitschr. f. Hypnotismus, Bd. 6, 1897, S. 215, 266 ff. Vgl. außerdem PICK, Archiv für Psychiatrie, Bd. 28, S. 1 ff., und CH. BASTIAN, Aphasia and other speech defects, 1898. Deutsch von MORITZ URSTEIN, 1902. M. A. STARR, Brain vol. 12, 1889, p. 82 ff. E. A. SHAW, ebend. vol. 16, 1893, p. 422 ff. HITZIG, Archiv für Psychiatrie, Bd. 15, 1884, S. 274 ff. TREITEL, ebend. Bd. 24, 1893, S. 2 ff.

zuteilen, während es doch offenbar vor allem erforderlich ist, die Funktionen selbst zu analysieren und dann erst zuzusehen, wie von den Ergebnissen dieser Analyse aus die anatomischen Verhältnisse zu beurteilen sind.

Stellt man diesen Gesichtspunkt voran, so müssen nun notwendig diejenigen psychologischen Tatsachen, aus denen sich assoziative Beziehungen der einzelnen Bestandteile einer Wortvorstellung sowie verschiedener Wortvorstellungen zu einander erschließen lassen, die Grundlage der Betrachtung bilden. Die Gesamtheit dieser assoziativen Beziehungen können wir kurz als die psychologische Struktur der Wortvorstellungen bezeichnen. Legen wir hierbei die Bewußtseinskonstitution des entwickelten Kulturmenschen mit ihren durch die Übung an die natürliche Funktion der Sprache gebundenen künstlich ausgebildeten Fähigkeiten des Lesens und Schreibens zugrunde, so ist demnach bei der Beurteilung der Gesamtheit dieser Leistungen und der in ihrem Gebiet vorkommenden Störungen zunächst davon auszugehen, daß jede vollständige Wortvorstellung eine komplikative Assoziation aus drei Bestandteilen, Sprachlaut (L), Schriftbild (S) und Bedeutungsinhalt (B) ist, deren jeder sich dann wieder aus zwei engeren Bestandteilen zusammensetzt. So der Sprachlaut L aus akustischer Vorstellung (a) und Artikulationsempfindung (m); das Schriftbild S aus optischer Vorstellung (o) und graphischen Bewegungsempfindungen (m'), wobei die letzteren ursprünglich wohl den pantomimischen Mitbewegungen entsprechen, die beim Naturmenschen die Rede begleiten, um dann erst durch die Kultur in die spezifische Form der Schreibebewegungen übergeführt zu werden. Endlich der Bedeutungsinhalt B zerlegt sich im allgemeinen in einen Vorstellungsbestandteil (v) und ein von diesem und von der sonstigen Konstellation des Bewußtseins, besonders von der Beziehung zu andern vorangegangenen und gleichzeitigen Inhalten abhängiges Gefühl (g). Wie der Bedeutungsinhalt B, so sind aber auch die übrigen Bestandteile L und S der Wortvorstellung an andere Bedeutungs- und Wortvorstellungen in der mannigfaltigsten Weise assoziativ gebunden, so daß jede derartige Verbindung $L\,S\,B$ niemals für sich allein, sondern eigentlich immer nur als ein aus einem mehr oder minder komplizierten Assoziationsgewebe relativ isolierbares Gebilde vorkommt. Nun weisen alle Erscheinungen der Sprache und so auch alle Störungen derselben darauf hin, daß nicht bloß diese Assoziationen mit andern Wort- und Vorstellungsinhalten von Fall zu Fall mannigfach wechseln, sondern daß auch die verschiedenen Bestandteile einer und derselben Wortvorstellung in sehr verschiedener Festigkeit assoziiert sein können, abgesehen davon, daß die Lebendigkeit und Wirksamkeit dieser Bestandteile je nach der individuellen Bewußtseinsanlage, nach den vorhandenen Be-

dingungen der Übung und den konkreten Ursachen der Vorstellungsbildung beträchtlich variieren. So gibt es Individuen, bei denen in der Komplexion *L* (*a m*) *S* (*o m'*) *B* (*v g*) die Elemente *o* oder auch *m*, *m'* beim gewöhnlichen Sprechen gegenüber dem akustischen Worteindruck nur dunkel anklingen, andere, bei denen besonders *m*, und noch andere, bei denen selbst *o* fortwährend bemerkbar ist. Beim Lesen steht natürlich *o* im Vordergrund des Bewußtseins. Ihm sind aber die Glieder *a m* so fest assoziiert, daß sie stets gleichzeitig mehr oder minder deutlich wahrzunehmen sind. Am vollständigsten wohl sind alle Bestandteile beim Nachschreiben gehörter Worte vertreten: *a* weckt hier ohne weiteres *m*, *m'* und *o*. Eben deshalb, weil sich in diesem Fall die eigentlichen Wortbestandteile sämtlich zum Bewußtsein drängen, geschieht es am leichtesten, daß die Bedeutungsinhalte *v g* ganz zurücktreten, gemäß der bekannten Erfahrung, wonach das Diktandoschreiben unter allen sprachlichen Leistungen am leichtesten, leichter noch als das Nachsprechen, zu einer gedankenlosen Beschäftigung wird. Weitere Bedingungen der verschiedenen Innigkeit der Assoziation der Bedeutungselemente *v g* bietet, wie schon oben im Hinblick auf die Erscheinungen der partiellen Amnesie bemerkt wurde, der logische, bez. grammatische Wert der Wortvorstellungen, ein Einfluß, der sich darin äußert, daß bei den abstrakten Wortgebilden der Vorstellungsbestandteil *v* vollständig hinter den eigentlichen Wortelementen *a* und *o* verschwindet und nur das Gefühlselement *g* in dem später zu besprechenden »Begriffsgefühl« zurückbleibt, das sich nun aber fest mit den Wortbestandteilen *L S* assoziiert[1].

Besonders bemerkenswert sind endlich noch zwei mit dieser wechselnden Festigkeit der assoziativen Verknüpfungen einhergehende Erscheinungen, die zugleich zu der außerordentlich großen Mannigfaltigkeit, in der uns die funktionellen Anlagen der Sprache in den einzelnen Fällen entgegentreten, vieles beitragen. Die erste dieser Erscheinungen besteht darin, daß die Festigkeit einer jeden der hier in Betracht kommenden Assoziationen nicht bloß von den mit einander verbundenen Elementen selbst, sondern auch von der Richtung ihrer Verbindung abhängt. Nur selten ist eine sprachliche Assoziation zweiseitig von annähernd gleicher Stärke: der Hauptfall dieser Art ist wohl die Verbindung der beiden Bestandteile des ersten Gliedes *L* der vollständigen Wortvorstellung, wo der akustische Eindruck *a* in der Regel ebenso zwingend die Tendenz zur Artikulationsbewegung *m* wie diese die akustische Vorstellung wachruft. Eine analoge, wenn auch im ganzen etwas inkonstantere Wechselwirkung

[1] Vgl. hierzu die näheren psychologischen Ausführungen über die Assoziationsvorgänge in Abschn. V.

dürfte zwischen der akustischen Wortvorstellung a und dem der Bedeutungsvorstellung anhaftenden Gefühlston g bestehen: ein gehörtes Wort erweckt zunächst ein Gefühl seiner Bedeutung, ehe noch diese selbst klar bewußt wird, eine Sukzession, die sich namentlich bei minder geläufigen oder ganz unbekannten Wörtern, bei denen es oft überhaupt nur zu einem solchen Begriffsgefühl kommt, geltend macht. Umgekehrt beobachtet man aber auch, daß in solchen Fällen, wo das zu einer bestimmten Vorstellung gehörige Wort augenblicklich nicht zu Gebote steht, beim »Besinnen« auf ein Wort, eine starke assoziative Wirkung von dem die Vorstellung begleitenden Gefühl ausgeht, so daß es offenbar zunächst die Assoziation $g\ a$, nicht oder doch nur in viel geringerem Grade die andere $v\ a$ ist, die das Gelingen des Erinnerungsaktes vermittelt. In vollem Gegensatze zu diesen annähernd gleich starken assoziativen Wechselwirkungen stehen nun solche, bei denen entschieden eine Richtung vor der andern dominiert. Dahin gehört z. B. die Assoziation zwischen o und m, wo die Richtung

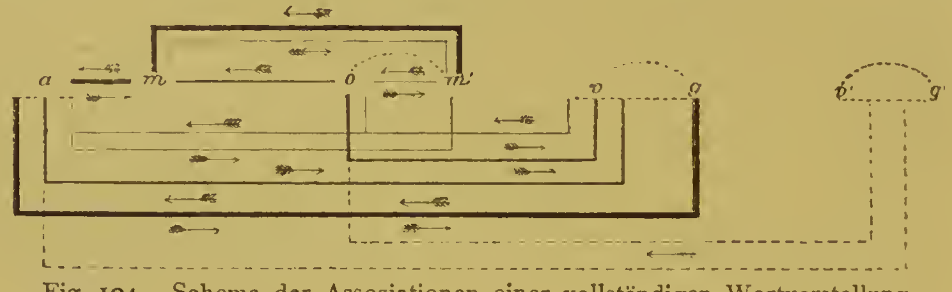


Fig. 104. Schema der Assoziationen einer vollständigen Wortvorstellung.

$o\ m$ durchaus gegenüber $m\ o$ vorherrscht: das Schriftbild weckt die Artikulationsbewegung, diese aber nur in sehr geringem Grade das Schriftbild; oder die Assoziation zwischen m' und m: die graphische Bewegung erweckt leicht die Artikulationsempfindungen der Sprachorgane, diese aber meist nur unter besonderen Bedingungen die erstere, usw.

Zu dieser Zweiseitigkeit der sprachlichen Assoziationen kommt dann als eine zweite komplizierende Bedingung noch die fortwährende Veränderlichkeit in der Festigkeit nicht nur dieser Verbindungen überhaupt, sondern insbesondere auch in dem Prävalieren der einen oder andern Richtung durch die Einflüsse der Übung, wobei die letztere wieder am intensivsten dann eingreift, wenn irgend welche Veränderungen in der gewöhnlichen Stärke der einzelnen Vorstellungsbestandteile eintreten, oder wenn bestimmte Assoziationen unwirksam werden. So fallen z. B. bei dem Taubstummen zunächst die Elemente $a\ m$ ganz hinweg, und statt dessen bilden sich die andern $o\ m'$ mit der zwischen ihnen bestehenden zweiseitigen Assoziation aus, wobei m' zugleich in seiner ursprünglichen Bedeutung als mimische Bewegungskomponente hervortritt. Bei dem

Taubstummen, der sprechen gelernt hat, tritt dann vollständig die Verbindung *o m* in ihrer ausgeprägt zweiseitigen Ausbildung an die Stelle der normalen Verbindung *a m*, usw.

Denken wir uns hiernach die sämtlichen Assoziationen zwischen den Elementen einer vollständigen Wortvorstellung durch Linien ausgedrückt, welche die die Elemente bezeichnenden Symbole *a*, *m*, *o*, *m'*, *v*, *g* verbinden, während wir die Richtungen der Assoziationen durch die beigefügten Pfeile, die relative Festigkeit derselben durch die Dicke der Linien andeuten, so dürfte das in Fig. 104 dargestellte Schema dem regelmäßigen Verhalten der Assoziationen innerhalb einer vollständigen Wortvorstellung im allgemeinen entsprechen. Die Wirksamkeit anderer gleichzeitiger oder vorangegangener Wortvorstellungen ist hierbei durch die Symbole *v' g'* und die von ihnen ausgehenden punktierten Linien angedeutet[1]. Dabei ist nun aber dieses Schema kein stabiles, sondern es ist ein nach individuellen und zeitlichen Bedingungen wechselndes, ebenso wie die Assoziationen selbst wechselnde und insonderheit in hohem Grade von den vorangegangenen Assoziationen und sonstigen psychischen Bedingungen abhängige Vorgänge sind.

Von den so durch die funktionelle Analyse der Wortvorstellungen gewonnenen Gesichtspunkten aus gewinnen nun naturgemäß auch die »Sprachzentren«, wie sie in Fig. 102 nach den pathologischen Beobachtungen über die bei Sprachstörungen beobachteten Läsionen gegeneinander abgegrenzt sind, eine wesentlich andere Bedeutung, als sie ihnen in dem Lokalisations- und Leitungsschema der Fig. 103 gegeben wird. Denn es ist klar, daß es nur dann möglich wäre, den Bestandteilen *a*, *m*, *o*, *m'* einer Wortvorstellung eine feste Beziehung zu bestimmten Hirngebieten anzuweisen, wenn die Assoziationen dieser Elemente als relativ stabile Verbindungen angesehen werden könnten. Das ist aber in doppeltem Sinne nicht zutreffend. Erstens ist sowohl die Festigkeit wie die Richtung der Assoziationen durchaus von der individuellen Übung abhängig; und zweitens läßt sich mindestens die Entstehung der die Glieder *o* und *m'* einschließenden Assoziationen überhaupt nur als das Produkt einer an bestimmte Kulturbestimmungen gebundenen, also spät eingetretenen Entwicklung denken, womit zugleich übereinstimmt, daß die hierher gehörigen Assoziationen besonders starken individuellen Schwankungen ausgesetzt sind. Die Veränderlichkeit der Leitungsbahnen führt aber notwendig eine gewisse Veränderlichkeit der Zentren selbst mit sich, auf die überdies von anderer Seite die Erscheinungen der Restitution der

[1] Ich entnehme dieses Schema dem Abschnitt meiner Völkerpsychologie über die psychische Struktur der Wortvorstellungen. Zugleich verweise ich hinsichtlich der weiteren Erläuterungen des Schemas auf das genannte Werk.

Funktionen hinweisen. Der Ausdruck »Sprachzentrum« kann somit überhaupt nicht ein Zentralorgan in jener diesem Wort gewöhnlich beigelegten Bedeutung bezeichnen, in welchem dieses einen bestimmten Funktionskreis ausschließlich oder auch nur vorzugsweise beherrscht, sondern er kann nur die Bedeutung eines Funktionsherdes besitzen, in welchem sich besonders wichtige Knotenpunkte solcher Leitungen befinden, deren Zusammenwirken für das betreffende Funktionsgebiet unerläßlich ist. Die Bedeutung der Zentren wird demnach vielmehr darin gelegen sein, daß sie die Verknüpfungspunkte, als darin, daß sie die Ausgangspunkte der an einer bestimmten komplexen Leistung beteiligten elementaren Vorgänge enthalten. Mit dieser Voraussetzung läßt sich dann die andere, auf welche die Übungs- und die Restitutionswirkungen hinweisen, sehr wohl vereinigen, daß nicht die Zentren, sondern daß in gewissem Sinne die Funktionen das ursprüngliche sind. Die Funktionen schaffen sich ihre Zentren, und sie modifizieren dieselben fortwährend nach den veränderlichen Bedingungen der Funktion selbst. Darum ist die Lokalisation der Funktionen keine stabile, sondern eine labile, die Begrenzung der Funktionsherde keine feste, sondern eine unter den funktionellen Einflüssen, welche die Leitungsbedingungen und damit auch die Leitungswege modifizieren, veränderliche. Daß gerade die funktionelle Analyse des Gebiets, von dem die Lehre von den festen Lokalisationen in neuerer Zeit ausgegangen ist, der Sprachstörungen, unaufhaltsam die innere Unmöglichkeit dieser Lokalisationslehre ins Licht gestellt hat, ist eine begreifliche Folge der überaus komplexen Natur der Sprachfunktionen, bei welcher sich die Vielseitigkeit und die Veränderlichkeit der psychophysischen Bedingungen besonders augenfällig bemerkbar macht. In Wahrheit verhält es sich aber bei den in der Regel noch heute als einfache zentrale Projektionsflächen angesehenen »Sinneszentren« nicht anders. Auch sie sind insofern »Assoziationszentren«, als sie Knotenpunkte enthalten, in denen die Funktionen eben dadurch zentralisiert sind, daß in ihnen die verschiedenen bei ihnen zusammenwirkenden Teilfunktionen, Empfindungen, Bewegungen, Reflexe, Synergien der Empfindungen und der Bewegungen, mit einander verbunden werden, wobei zugleich diese Verbindungen einer fortwährenden Anpassung an die äußeren Bedingungen zugänglich sind.

c. Das Apperzeptionszentrum.

Eine beim Menschen umfangreiche Region des Gehirns erscheint in Betreff der Symptome der Bewegung und Empfindung verhältnismäßig indifferent gegen äußere Einwirkungen wie innere Veränderungen: es ist dies der nach vorn von der vorderen Grenze der motorischen Zone ge-

legene Abschnitt der Stirnlappen (Fig. 88, S. 254). Pathologische Beobachtungen bezeugen, daß Verletzungen dieser Gegend, die zuweilen selbst mit dem Verlust ansehnlicher Massen von Hirnsubstanz verbunden waren, ohne alle Störungen der Bewegungs- und Sinnesfunktionen verliefen[1]. Ebenso bestimmt lauten aber in der Regel die Angaben der Beobachter dahin, daß sich bleibende Störungen der geistigen Fähigkeiten und Eigenschaften eingestellt hatten. In einem berühmt gewordenen amerikanischen Fall z. B. war eine spitzige Eisenstange vom 1 ½ Zoll Durchmesser infolge der Explosion einer Sprengladung unten am linken Unterkieferwinkel eingedrungen und hatte oben nahe dem vorderen Ende der Pfeilnaht wieder den Schädel verlassen. Der Kranke, der noch 12 ½ Jahre lebte, zeigte keine Störungen der willkürlichen Bewegung und Sinnesempfindung, aber sein Charakter und seine Fähigkeiten waren völlig verändert. »Während er in seinen intellektuellen Äußerungen ein Kind ist«, heißt es in dem Gutachten seines Arztes, »hat er die tierischen Leidenschaften eines Mannes«[2]. In andern Fällen werden bald die Abnahme des Gedächtnisses, bald die Unfähigkeit, die Aufmerksamkeit zu fixieren, bald die gänzliche Willenlosigkeit als charakteristische Symptome hervorgehoben[3]. In Übereinstimmung hiermit steht die Beobachtung, daß jene pathologischen Rückbildungen des Gehirns, welche die Herabsetzung der Intelligenz und des Willens im paralytischen Blödsinn begleiten, vorzugsweise die Stirnlappen treffen[4]; ebenso die Wahrnehmung, daß im allgemeinen in der Tierreihe die intellektuelle Entwicklung mit der Ausbildung des Vorderhirns gleichen Schritt hält[5]. Auch beim Menschen soll in vielen Fällen an hoch entwickelten Gehirnen besonders das Frontalhirn durch reichliche Bildung sekundärer Furchen und Windungen sich auszeichnen[6]. Doch läßt sich in dieser Beziehung wohl kaum ein bestimmter Unterschied gegenüber andern Gehirnteilen, z. B. der Parietal- und Occipitalregion, nachweisen[7].

Auf Grund dieser Tatsachen ist von verschiedenen Forschern, wie

---

[1] Vgl. die von CHARCOT und PITRES (Revue mensuelle, Nov. 1877), FERRIER (Lokalisation der Hirnerkrankungen, S. 29) und DE BOYER (Études cliniques, p. 40 und 54) gesammelten Fälle, sowie BIANCHI, Brain, vol. 18, 1895, p. 497.

[2] Das Referat bei FERRIER a. a. O. S. 33 f.

[3] Vgl. DE BOYER p. 45, observ. IV, p. 55, observ. XXVII. VON MONAKOW, Gehirnpathologie, S. 491 ff., wo über einen dem obigen ähnlichen Fall aus der Züricher Klinik und über weitere analoge Beobachtungen von JASTROWITZ berichtet ist.

[4] MEYNERT, Vierteljahrsschrift f. Psychiatrie 1867, S. 166.

[5] FLATAU und JACOBSOHN, Handbuch der Anatomie und vergl. Anatomie des Zentralnervensystems der Säugetiere, Bd. 1, S. 536 ff. MARCHAND, Die Morphologie des Stirnlappens. Arbeiten des pathol. Instituts zu Marburg, Bd. 2, 1893.

[6] H. WAGNER, a. a. O.

[7] Man vgl. z. B. die Zusammenstellung des Gehirnes von GAUSS mit dem eines mäßig intelligenten Individuums, Fig. 100 und 101.

Meynert, Hitzig, Ferrier, Flechsig u. A., die Vermutung ausgesprochen worden, das Frontalhirn stehe in einer näheren Beziehung zu den Funktionen der »Intelligenz«. Nun ist »Intelligenz« ein sehr komplexer und unbestimmter Begriff. Wenn schon der Sehakt und die verschiedenen an der Sprache beteiligten Funktionen nur in einem sehr begrenzten Sinne an »Zentren« gebunden sind, so kann natürlich noch viel weniger an eine Lokalisation der intellektuellen Funktionen oder an ein spezifisches »Organ der Intelligenz« gedacht werden, sondern auch hier kann es sich höchstens um die Möglichkeit handeln, daß sich in der betreffenden Region der Großhirnrinde gewisse Knotenpunkte von Leitungen befinden, deren Ausschaltung Störungen von an sich zunächst elementarer Art herbeiführt, die sich dann in dem verwickelten Zusammenwirken der Funktionen als jene Beeinträchtigungen der sogenannten »Intelligenz« und der zusammengesetzteren Gefühle äußern. Die reichlichen Verbindungen, in die gerade das Frontalhirn mit andern Hirnteilen durch Assoziationsfasern gesetzt ist, stehen in der Tat von anatomischer Seite der Annahme, daß sich hier solche für den Zusammenhang der zentralen Funktionsgebiete besonders wichtige Knotenpunkte befinden, nicht im Wege. Auch bildet die Bemerkung, daß gelegentlich Verletzungen des Frontalhirns ohne bleibende intellektuelle und moralische Schädigungen beobachtet worden seien[1], hier keinen entscheidenden Einwand, weil sich überhaupt lokal beschränkte Läsionen um so leichter durch stellvertretende Funktion anderer Teile ausgleichen, je vielseitiger die Verbindungen der Elemente sind, eine Bedingung, die wieder für die Gebiete der sogenannten »Assoziationszentren« im allgemeinen mehr als für die der direkten Sinnes- und Bewegungszentren zutrifft. Gegenüber solchen negativen Befunden bei partiellen Verletzungen fällt daher entscheidend ins Gewicht, daß nach den Angaben der Gehirnpathologen »halbwegs ausgedehnte Zerstörungen in jener Gegend nie ohne die schwersten intellektuellen Defekte beobachtet worden sind«[2].

Unverkennbar sind es nun auch weniger solche einzelne anscheinend einer bestimmten funktionellen Zuordnung widerstreitende Fälle, als gewisse allgemeinere Voraussetzungen, die den Bedenken gegen eine derartige Bedeutung des Frontalhirns speziell im Gehirn des Menschen und der Primaten zugrunde liegen. Die eine dieser Voraussetzungen besteht in der immer noch von einzelnen Seiten festgehaltenen Anschauung, die Hirnrinde sei lediglich eine Summe dicht nebeneinander gelagerter, den

[1] Ziehen, Leitfaden der physiol. Psychlogie[5], S. 195. von Monakow, Ergebnisse der Physiologie, III, 1894, 2. Abt.

[2] von Monakow, Gehirnpathologie, S. 492. Belten, Brain, 1903, p. 215 ff.

peripheren Sinnesorganen zugeordneter Sinneszentren; die andere, wesentlich berechtigtere besteht darin, daß man einen komplexeren Begriff wie die »Intelligenz« überhaupt von den irgendwie lokalisierbaren seelischen Eigenschaften ausschließt. Daß die erste dieser Voraussetzungen mit der ihr eng verbundenen absoluten Lokalisationshypothese unhaltbar geworden ist, bedarf nach dem Vorangegangenen kaum der besonderen Hervorhebung. Anders verhält es sich mit dem zweiten Bedenken. In der Tat würde eine solche an die schlimmsten Fehler vormaliger Phrenologie erinnernde Lokalisation der »Intelligenz« womöglich noch mehr gegen eine irgend zulässige Auffassung der psychophysischen Gehirnfunktionen verstoßen als jene andere von der Spiegelung der sensibeln Körperoberfläche in der Hirnrinde. Aber die Tatsache, daß umfangreichere Zerstörungen eines Hirnteils irgend welche Intelligenzstörungen im Gefolge haben, beweist tatsächlich nicht, daß ein solcher Teil ein »Organ der Intelligenz« ist, sondern sie macht es höchstens wahrscheinlich, daß in ihm Prozesse ausgelöst werden, deren Störung schädigend in die Leistungen eingreift, die wir der Intelligenz zuschreiben. Suchen wir demgemäß die komplexen Erscheinungen, die unter dem unbestimmten Sammelnamen der »Intelligenz« zusammengefaßt werden, möglichst in solche elementare Vorgänge zu zerlegen, mit denen sich ein klarer und einfacher psychologischer Begriff verbinden läßt, der eventuell die Beziehung auf einen entsprechend einfachen physiologischen Korrelatbegriff möglich macht, so ergibt sich als ein solcher Elementarbegriff die Apperzeption irgend eines psychischen Inhaltes, z. B. einer Empfindung, wenn wir hier unter Apperzeption in dem später (in Abschn. IV und V) näher auszuführenden Sinne jenen psychologischen Vorgang verstehen, der nach seiner objektiven Seite in dem Klarerwerden eines bestimmten Bewußtseinsinhaltes, nach seiner subjektiven in gewissen Gefühlen besteht, die wir mit Rücksicht auf irgend einen gegebenen Inhalt als den Zustand der »Aufmerksamkeit« zu bezeichnen pflegen. Nun läßt vor allem die objektive Komponente dieses zusammengesetzten Prozesses, das »Klarerwerden« eines Inhaltes, bestimmte physiologische Begleiterscheinungen vermuten. Denn so gut z. B. das Stärker- oder Schwächerwerden einer Empfindung mit einer Zu- oder Abnahme physiologischer Erregungsvorgänge in gewissen Nervenelementen einhergeht, gerade so gut werden wir für die Veränderungen, die wir als das Klarer- oder Dunklerwerden von Empfindungen oder sonstigen Bewußtseinsinhalten bezeichnen, irgend welche physiologische Substrate voraussetzen dürfen. Auch erhellt ohne weiteres, daß diese Substrate sehr wohl in einfachen, den allgemeinen Prinzipien der Nervenmechanik konformen Prozessen bestehen können, während es ein aussichtsloses Unternehmen sein würde, für den ver-

wickelten Begriff der »Intelligenz« überhaupt irgend welche bestimmt begrenzte physische Substrate aufzusuchen.

Nun könnte man zunächst vermuten, jener Elementarprozeß der »Apperzeption«, der in seiner einfachsten Form als Klarerwerden einer Empfindung erscheint, bestehe physiologisch lediglich in einer Zunahme, das Dunklerwerden demnach in einer Abnahme einer die Empfindung begleitenden Nervenerregung. Dem steht aber entgegen, daß Klarerwerden der Empfindung und Zunahme ihrer Intensität, Dunklerwerden und Intensitätsabnahme wesentlich verschiedene Tatsachen sind, wie sich ohne weiteres darin zeigt, daß wir eine schwache Empfindung relativ klar und eine starke relativ dunkel apperzipieren können. Auch bemerkt man leicht, daß sich bei dem Stärker- oder Schwächerwerden einer Empfindung ihre eigene Beschaffenheit ändert, während bei dem Klarer- oder Dunklerwerden in erster Linie eine Veränderung in dem Verhältnis zu andern Inhalten des Bewußtseins entsteht, indem jedesmal ein bestimmter Eindruck gegenüber andern Eindrücken, die im Vergleich mit ihm verdunkelt erscheinen, als der klarere aufgefaßt wird. Diese Tatsachen legen es nahe, als Substrate des einfachen Vorgangs der Apperzeption Hemmungsvorgänge vorauszusetzen, die, indem sie andere begleitende Erregungen zurückdrängen, eben damit bestimmten, nicht gehemmten Erregungen einen Vorzug verschaffen. Die Annahme eines solchen Hemmungsvorganges macht daher begreiflich, daß die Apperzeption an sich nicht in einer Verstärkung der Empfindungsinhalte besteht; und wenn man die Hemmungswirkung in diesem Fall als eine solche voraussetzt, die sich nicht direkt auf bestimmte in den Sinneszentren stattfindende Erregungen, sondern auf die Leitung dieser Erregungen zu den übergeordneten Zentren bezieht, in denen die Verbindungen der Sinnesinhalte zu komplexeren Produkten zustande kommen, so würde mit solchen Hemmungsvorgängen nicht minder die weitere Tatsache vereinbar sein, daß auch die durch die Hemmung verdunkelten Bewußtseinsinhalte in ihrer Intensität unverändert bleiben. Den Eintritt der Hemmung wird man sich aber, da er psychologisch im allgemeinen von bestimmten vorangegangenen und gleichzeitigen Bewußtseinsinhalten abhängt, physiologisch nach Analogie der in niederen Nervenzentren mannigfach stattfindenden Reflexhemmungen denken können. Nur werden freilich in diesem Fall die Hemmungswirkungen zwar ebenfalls durch bestimmte dem Zentrum zugeleitete Erregungen ausgelöst, aber diese Auslösung steht zugleich unter dem Einfluß jener unabsehbaren Fülle von Bedingungen, die wir im allgemeinen bloß unter dem unbestimmten Ausdruck der durch Vorerlebnisse und gleichzeitige Einwirkungen gesetzten momentanen Anlage des Bewußtseins zusammenfassen können.

In Anbetracht des hypothetischen Charakters dieser Betrachtungen über die physiologischen Substrate der Apperzeption als des bei allen sogenannten »Intelligenzäußerungen« oder den höheren psychischen Funktionen überhaupt unerläßlichen elementaren Vorgangs bleiben wir natürlich in diesem Fall noch in weit höherem Grade als bei den Ausführungen über die Funktionen der Seh- und der Sprachzentren auf vorläufige Vermutungen angewiesen, die sich fast ausschließlich auf die psychologische Analyse der Funktionen stützen müssen, während uns von physiologischer Seite, abgesehen von der dürftigen Analogie der Reflexhemmung, nur die allgemeinen Gesichtspunkte der Nervenmechanik zu Gebote stehen. Immerhin mag es gestattet sein, wenigstens die allgemeine Möglichkeit einer physiologischen Deutung der in Rede stehenden komplexen Erscheinungen mittels einer schematischen Darstellung der obigen Annahme zu veranschaulichen (Fig. 105). Demnach setzen wir voraus, das Zentralgebiet der Apperzeption *AC* stehe mit einem *doppelten* System von Leitungsbahnen in Verbindung, einem *zentripetalen* (*s s'*, *h h'*), das ihm die Sinneserregungen aus den primären Sinneszentren zuleitet, und einem *zentrifugalen* (*l a*, *g f* usw.), das umgekehrt untergeordneten Zentren die von *AC* ausgehenden *hemmenden* Impulse zuführt. Je nachdem solche Impulse an Sinnes- oder Muskelzentren übertragen werden, erfolgt dann entweder die Apperzeption von Empfindungen oder die Ausführung von Willensbewegungen, indem im ersten Fall andere Empfindungen, die durch äußere oder innere Reize entstehen, im zweiten ebensolche motorische Impulse zurückgedrängt werden. Daß die hierbei vorausgesetzte Übertragung eine gewisse Analogie mit dem Reflexvorgang, speziell mit den Reflexhemmungen darbietet, ist augenfällig. Dennoch entfernt sich die Art, wie die Apperzeption von den jeweils einwirkenden Sinneserregungen abhängt, weit von dem Schema des Reflexmechanismus. Während wir nämlich bei diesem die motorische Erregung oder Hemmung in zwingender Weise durch die Sinnesreize verursacht finden, läßt sich bei der Apperzeption und bei der Willensbewegung nur von einem *regulierenden* Einfluß der stattfindenden Erregungen reden, womit eben angedeutet wird, daß zahlreiche, unserer näheren Nachweisung entgehende Zwischenglieder auf das Endresultat den entscheidenden Einfluß ausüben. Die Natur dieser Zwischenglieder ist uns physiologisch vollkommen unbekannt. Wir können hier nur aus der psychologischen Erfahrung schließen,

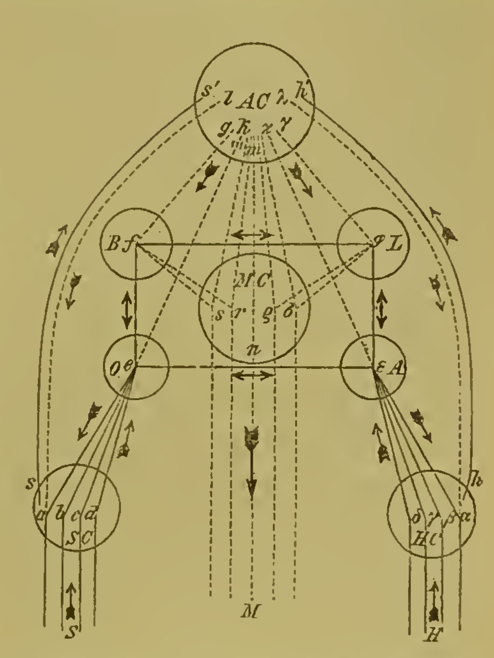


Fig. 105. Schema der hypothetischen Verbindungen des Apperzeptionszentrums. *SC* Sehzentrum. *HC* Hörzentrum. *S* zentrale Sehnervenfasern. *H* ebensolche Hörnervenfasern. *A*, *O* sensorische, *L*, *B* motorische Zwischenzentren. *MC* direktes motorisches Zentrum. *M* motorische Zentralfasern. *AC* Apperzeptionszentrum. *ss'*, *h h'* zentripetale Bahnen zu dem letzteren, *l a*, *g f* usw. zentrifugale Verbindungen desselben.

daß infolge der generellen wie der individuellen Entwicklung in jedem Gehirn bestimmte Dispositionen entstehen, durch welche die den Akten der Apperzeption parallel gehenden Erregungsvorgänge bestimmt werden. Wenn wir die Apperzeptionsakte auf ein besonderes physiologisches Substrat beziehen, so kann dies also nur in dem Sinne geschehen, daß das betreffende Zentralgebiet in Verbindungen mit den übrigen Zentralteilen gedacht wird, vermöge deren die in ihm ausgelösten Erregungen von jenen Dispositionen abhängen. Die von dem Apperzeptionsorgan *AC* ausgehenden zentrifugalen Bahnen, in denen die hemmenden Erregungen geleitet werden, erstrecken sich hiernach allgemein in zwei Richtungen, in einer zentrifugal-sensorischen und einer zentrifugal-motorischen. In beiden Richtungen sind sie aber ebensowohl unmittelbar wie mittelbar, nämlich durch intermediäre Zentren, die für gewisse komplexe Funktionen Knotenpunkte der Leitung darstellen, mit den direkten Sinneszentren (*SC*, *HC*) und den motorischen Zentren (*MC*) verbunden. Eine solche intermediäre Rolle kommt z. B. innerhalb der zentrifugal-sensorischen Bahn gewissen sensorischen Zwischenzentren (*O* und *A*), innerhalb der motorischen Bahn analogen motorischen Zentren von komplexer Beschaffenheit (*B* und *L*) zu, wobei übrigens der Begriff des »Zentrums« selbstverständlich nur in dem oben bei den Seh- und Sprachzentren erörterten relativen Sinne zulässig ist, wonach diese Zentren nicht als selbständige Erzeuger der ihnen gewöhnlich zugeschriebenen Funktionen, sondern lediglich als notwendige Zwischenglieder in dem Mechanismus der sprachlichen Assoziationen und Apperzeptionen anzusehen sind. Die physiologische Bedeutung derselben wird man sich etwa versanschaulichen können, indem man sich denkt, daß, sobald verschiedene dem Gebiet der Sprache zugehörige Empfindungen in den eigentlichen Sinneszentren *SC*, *HC* entstehen, die entsprechenden Erregungen in den sensorischen Zwischenzentren *O* und *A* zu einem einheitlichen Erregungsvorgang verbunden werden, worauf dann die apperzipierende Hemmung sowohl diesen wie die in den Zentren *SC* und *HC* stattfindenden primären Erregungen klarer machen oder verdunkeln kann. Den Vorgängen in *O* und *A* würde so die Bedeutung von Resultanten zugeschrieben werden, die der funktionellen Zusammenfassung der assoziativ verbundenen Laut- und Schriftbilder entsprechen. Natürlich würden aber diese Resultanten wiederum nicht als Spuren anzusehen sein, die an gewissen Zellen unveränderlich festhaften, sondern als vergängliche Prozesse von sehr komplexer, eine Fülle von Elementen umfassender Beschaffenheit, so gut wie die Reizungsvorgänge in den peripheren Sinnesorganen und andere Vorgänge in der zentralen Nervensubstanz, die alle eine Disposition zu ihrer Wiedererneuerung zurücklassen. Eine ähnliche Funktion wird den motorischen Zwischenzentren *B* und *L* beizulegen sein, in welchen entweder ein Apperzeptionsakt (auf den Wegen $g\ f\ r\ s$, $\gamma\ \varphi\ \varrho\ \sigma$) eine bestimmte motorische Erregung, die den von *SC* und *HC* (durch $s\ s'$ und $h\ h'$) oder von *O* und *A* (durch $e\ k$, $\varepsilon\ \varkappa$) zugeleiteten sensorischen Erregungen entspricht, vor andern zur Wirkung bringt, oder in denen eine unmittelbare Einwirkung der Schrift- und Wortbilder (auf den Wegen $e\ f$, $\varepsilon\ \varphi$) ohne Beteiligung des Apperzeptionsorgans, also durch eine direkte reflektorische Erregung, die entsprechenden motorischen Impulse auslöst. Diese werden dann in allen Fällen (auf den Wegen $f\ r\ s$, $\varphi\ \varrho\ \sigma$) den allgemeinen motorischen Zentren *MC* zugeleitet, um von ihnen aus erst in die weitere Nervenleitung zu den Muskeln überzugehen.

In dem hypothetischen Schema der Fig. 105 sind die nach *AC* führenden Bahnen sowie alle Verbindungsbahnen zwischen untergeordneten Zentren durch ausgezogene, die zentrifugal aus *AC* führenden Bahnen durch unterbrochene Linien dargestellt; außerdem ist die Richtung der Leitung durch Pfeile angedeutet. Neben den direkten motorischen Zentren (*MC*) und neben den Hör- und Sehzentren (*HC* und *SC*), als den Hauptrepräsentanten der Sinneszentren, sind als Beispiele für komplexere Zentralgebiete die vier in Fig. 102 abgegrenzten »Sprachzentren« berücksichtigt worden. Nehmen wir nun an, es wirkten, zugeführt in dem Sehnerven *S*, eine Reihe von Eindrücken auf das Sehzentrum *SC*, so sind folgende Hauptfälle möglich: 1) Die Eindrücke werden nicht weitergeleitet: dann bleiben die Empfindungen im Zustande der bloßen Perzeption oder undeutlichen Wahrnehmung. 2) Ein einzelner Eindruck *a* wird durch die auf den Wegen $s\,s'$ $h\,h'$ ausgelöste und auf dem Wege *l a* dem Zentrum *SC* zugeleitete Hemmung der Eindrücke *b c d* apperzeptiv gehoben: es findet Perzeption von *b c d* und Apperzeption von *a* statt. 3) Neben der Apperzeption des Eindruckes *a* findet eine Leitung über *O* nach dem Zentrum *A* statt, wo eine Resultante ausgelöst wird, die auf dem Wege $e\,\varepsilon\,\alpha$ in dem Hörzentrum *HC* die dem Gesichtsbild *a* entsprechende Wortvorstellung α hervorbringt. Gleichzeitig werden durch Hemmungen, die auf den Wegen $\varkappa\,\varepsilon$ und $\lambda\,\alpha$ in den Zentren *A* und *SC* ausgelöst werden, die resultierende Wortvorstellung und der Laut apperzipiert. Mit den unter voriger Nummer besprochenen Vorgängen verbindet sich: a) eine Leitung der Resultanten von *A* über *L* nach *MC* (durch $\varepsilon\,\varphi$ und $\varphi\,\varrho\,\sigma$): unwillkürliches Aussprechen des eine apperzipierte Vorstellung bezeichnenden Wortes; b) eine Leitung von *AC* über *L* nach *MC* (durch $\gamma\,\varphi$ und $\varphi\,\varrho\,\sigma$): absichtliches Aussprechen des betreffenden Wortes; c) eine Leitung von *HC* über *A* nach *O* und von hier aus wieder nach *SC* zu irgendwelchen andern (in der Figur nicht dargestellten) Elementen: unwillkürliche Assoziation der Wortvorstellung mit dem Schriftbild. 4) Ist der ursprüngliche Eindruck *a* das Schriftbild eines Wortes, so kann folgendes stattfinden: a) ebenfalls wieder unmittelbare Apperzeption durch eine Hemmung *l a*: Apperzeption eines unverstandenen Wortbildes; b) Leitung von *SC* nach *O* und apperzeptive Hemmungen auf den Wegen *l a* und *k e*: Apperzeption eines Wortes von bekannter Bedeutung; c) Leitung von *SC* nach *O* und von *O* über *A* nach *HC* nebst vierfacher apperzeptiver Hemmung *l a*, *k e*, $\varkappa\,\varepsilon$ und $\lambda\,\alpha$: Apperzeption einer optischen und der zugehörigen akustischen Wortvorstellung (der gewöhnliche Vorgang beim Lesen); usw. Auch in diesem Schema sind übrigens selbstverständlich alle jene Momente außer Betracht geblieben, die ihrer Natur nach in einem reinen Leitungsschema überhaupt keinen Platz finden können: so namentlich die in Fig. 104 speziell für die sprachlichen Funktionen dargestellte Festigkeit und Richtung der Assoziationen, die fortwährend verändernd eingreifenden Einflüsse der Übung und Stellvertretung, und endlich die, ebenso wie die letzteren, einer jeden schematisierenden Darstellung überhaupt unzugänglichen Einflüsse, welche psychologisch die Konstellation des Bewußtseins, physiologisch der Gesamtzustand der nervösen Dispositionen auf die jeweils stattfindenden Assoziationen und Apperzeptionen ausübt.

8. Allgemeine Prinzipien der zentralen Funktionen.

a. Prinzip der Verbindung der Elemente.

Das Prinzip der Verbindung der Elemente läßt sich in anatomischem, in physiologischem und in psychologischem Sinne verstehen; und obgleich jede der so gewonnenen Formulierungen eine nach Inhalt und Bedeutung eigenartige ist, so stehen dieselben doch sehr wahrscheinlich in enger Beziehung zu einander.

Anatomisch ist das Nervensystem ein aus zahlreichen Elementen zusammengesetztes Ganzes, und jedes seiner morphologischen Elemente steht mit andern in näherer oder entfernterer Verbindung. Dabei kommt diese Beziehung schon in der Struktur der wesentlichen Elemente, der Nervenzellen, dadurch zum Ausdruck, daß diese nicht nur im allgemeinen in ihren Fortsätzen solche Verbindungen vermitteln, sondern daß vielfach auch die Beschaffenheit der Fortsätze, der Dendriten und des Neuriten, die Richtungen andeutet, in denen die nächsten Verbindungen stattfinden. Auf dieses in den morphologischen Verhältnissen des zentralen Nervensystems ausgesprochene Prinzip der Verbindung der Elemente hingewiesen zu haben, ist das Verdienst der Neuronentheorie, ein Verdienst, das ihr auch dann noch bleiben würde, wenn diese Theorie in ihrer gegenwärtigen Form keinen dauernden Bestand haben sollte.

Physiologisch hat das Prinzip der Verbindung der Elemente die Bedeutung, daß sich jede physiologische Leistung, die unserer Beobachtung und Analyse zugänglich ist, aus einer größeren Zahl elementarer Funktionen zusammensetzt, auf deren Beschaffenheit wir günstigen Falls zurückschließen können, die wir aber niemals aus der gegebenen komplexen Leistung vollständig zu isolieren vermögen. So ist namentlich der einer noch so beschränkten Sinnesempfindung oder Muskelkontraktion zugrunde liegende physiologische Vorgang ein komplexer Prozeß, an dem viele Elementarteile mit ihren Leistungen beteiligt sind, wie sich das ohne weiteres aus der physiologischen Analyse eines solchen Vorganges ergibt, mag nun diese Analyse direkt auf Grund des Zusammenhangs der Funktionen selbst vorgenommen, oder mag sie aus den Verbindungen der an ihnen beteiligten Elemente erschlossen werden. Die obigen Erörterungen des Sehaktes und der Sprachfunktionen bieten nach beiden Richtungen hin Belege für diese physiologische Bedeutung des Prinzips der elementaren Verbindungen.

Zu dem anatomischen und dem physiologischen kommt endlich drittens ein psychologischer Inhalt dieses Prinzips. Er besteht darin, daß die einfachsten psychischen Erfahrungsinhalte, die wir auf Grund der Analyse

der Bewußtseinstatsachen gewinnen können, immer noch als ihre physiologischen Substrate komplexe Nervenprozesse voraussetzen, an denen zahlreiche Elementarteile mitwirken. In doppelter Weise macht sich diese komplexe Natur der physischen Bedingungen elementarer psychischer Tatsachen geltend: erstens in der psychologischen Beobachtung selbst, insofern die psychischen Elemente, die einfachen Empfindungen oder einfachen Gefühle, immer erst Produkte einer psychologischen Abstraktion sind, weil sie in Wirklichkeit nur in Verbindungen vorkommen, z. B. eine einfache Farbenempfindung als farbiger Gegenstand im Raume usw.; zweitens in der physiologischen Tatsache, daß sich kein noch so einfacher psychischer Vorgang denken läßt, zu dessen Entstehung nicht eine Menge funktionell verbundener Elementarteile erforderlich wäre. So kommen bei der Erregung einer Licht-, einer Tonempfindung zu der Einwirkung auf die peripheren Gebilde stets noch die Vorgänge der Nervenleitung, ferner die Erregungen zentraler Elemente in den Mittelhirngebieten, endlich bestimmte Vorgänge in den Rindenzentren hinzu. Hat, wie dies in gewissen Fällen, z. B. bei den Erinnerungsbildern, stattfindet, die Sinneserregung einen zentralen Ausgangspunkt, so werden umgekehrt teils koordinierte Zentren teils periphere Gebiete mit in Anspruch genommen. Jeder noch so einfache, von seinen Verbindungen isoliert gedachte und darum psychologisch nicht weiter zerlegbare Bewußtseinsinhalt ist demnach physiologisch betrachtet immer noch ein verwickeltes Gebilde aus verschiedenen Nervenprozessen, die über zahlreiche Elementarteile verbreitet sind.

b. Prinzip der ursprünglichen Indifferenz der Funktionen.

Durch das Prinzip der Verbindung der Elemente in seiner anatomischen und physiologischen Bedeutung wird unmittelbar die Annahme nahe gelegt, daß, wo immer die physiologischen Funktionen der zentralen Elemente eine spezifische Bedeutung gewinnen, die sich etwa psychologisch in der eigenartigen Qualität einer Sinnesempfindung oder physiologisch in der Auslösung einer Muskelkontraktion, in der Erzeugung eines sekretorischen oder sonstigen chemischen Vorganges zu erkennen gibt, der *spezifische* Charakter einer solchen Leistung nicht in den Elementen selbst, sondern in ihren Verbindungen begründet sei. Als die für die Entwicklung der spezifischen Leistungen maßgebenden Verbindungen werden aber hierbei nicht sowohl die der nervösen Elemente untereinander, als vielmehr diejenigen mit den *unmittelbar der spezifischen Funktion dienenden Organen und Gewebselementen* und mit den *für diese bestimmenden äußeren Einwirkungen* anzusehen sein. So kann insbesondere für die wegen ihrer psychologischen Bedeutung

wichtigste dieser Funktionen, die Sinnesempfindung, nicht die spezifische Energie irgend welcher Nervenfasern oder Nervenzellen maßgebend sein, sondern die physische Einwirkung der Reize in den Sinnesorganen, an die sich bestimmte Veränderungen anschließen, welche die der Übertragung der Reize auf die Sinnesnerven dienenden Sinneselemente erfahren. Dabei ist es übrigens gleichgültig, ob die letzteren selbst nervöser Natur sind, wie in der Riechschleimhaut und vielleicht in der Netzhaut des Auges, oder ob sie die Bedeutung bloßer epithelialer Anhangsgebilde des Nervensystems besitzen, wie beim Tast- und Gehörorgan. Ist die spezifische Leistung der zu einem bestimmten Sinnesgebiet gehörigen nervösen Elemente eine gewordene, durch die Einwirkung der äußeren Lebensbedingungen erworbene, so ist aber damit zunächst die Voraussetzung einer ursprünglichen Indifferenz der Funktion von selbst gegeben, womit sich zugleich die weitere Annahme verbindet, daß diese Indifferenz überall da dauernd erhalten bleibt, wo nicht besondere Bedingungen spezifische Abweichungen herbeiführen. In der Tat wird daher eine solche dauernde Indifferenz der Funktion vor allem für die zentralen Elemente durch zwei Erscheinungen in hohem Grade wahrscheinlich gemacht. Die erste besteht darin, daß die länger dauernde Funktion der peripheren Sinnesorgane unerläßlich ist, wenn die Empfindungen des zugehörigen Sinnesgebietes entstehen sollen: dem blind oder taub Geborenen und selbst dem in früher Lebenszeit Erblindeten oder Taubgewordenen fehlen die Licht- und Schallqualitäten der Empfindung, und sie fehlen hier augenscheinlich schon in einer Zeit, wo jene atrophische Degeneration der zentralen Sinneselemente, die nach längerer Zeit der Aufhebung der Funktionen nachfolgt, noch nicht eingetreten sein kann[1]. Die zweite Erscheinung besteht darin, daß die durch zentrale Läsionen herbeigeführten Störungen der Funktionen sich ausgleichen können, ohne daß die Läsionen selbst beseitigt worden sind, unter Bedingungen also, die zur Annahme einer Stellvertretung durch andere Elemente nötigen. Darin liegt aber offenbar die Forderung, daß durch die Einwirkung der Lebensbedingungen bestimmte Funktionen neu in den Elementen entstehen können. Geschieht dies in solchen Fällen während des individuellen Lebens, so ist aber natürlich auch die weitere Annahme nicht zurückzuweisen, daß die Bedingungen für die hauptsächlichsten Differenzierungen der Funktionen bereits während der generellen Entwicklung eintreten werden. Doch beweisen die angeführten Erscheinungen, daß es sich dabei immer nur um Anlagen handelt, wie sie eben schon in den Verbindungen der Elemente begründet sind, daß aber zu einer Ausbildung

---

[1] Vgl. oben S. 85 und unten Abschn. II, Kap. VIII.

spezifischer Funktionen die wirkliche Ausführung der letzteren erfordert wird, weshalb jene Ausbildung ganz und gar den innerhalb der individuellen Entwicklung stattfindenden unmittelbaren Lebenseinflüssen zufallen muß. Eben darum wird aber eine solche Abhängigkeit der nervösen Elementarvorgänge von den äußeren Einwirkungen in erster Linie in den in näherer Berührung mit den Sinnesreizen stehenden, also peripher gelagerten nervösen Elementen vorauszusetzen sein, während sie in den zentraleren, in deren Gebiet ja auch Stellvertretungen und Wechsel der Funktion eine größere Rolle spielen, viel unwahrscheinlicher ist. Da die unmittelbaren Bewußtseinsinhalte stets in jenen elementaren Qualitäten zum Ausdruck kommen, die in der unmittelbaren Berührung mit den peripheren Funktionen entstehen, so spricht demnach alles dafür, daß die Leistungen der höheren zentralen Elemente lediglich in den Wirkungen bestehen, welche diese Elemente durch die Verbindungen und eventuell durch die Hemmungen der ihnen zugeführten Erregungen hervorbringen.

Das Prinzip der Indifferenz der elementaren Funktionen läßt hiernach wiederum eine anatomische, eine physiologische und eine psychologische Begründung zu. Anatomisch stützt es sich auf die wesentliche morphologische Gleichartigkeit der Elemente des Nervensystems. So verschieden in der Tat an Form und Ausdehnung gelegentlich die Neuronen erscheinen können, so bieten sie doch keine anderen Differenzen der Struktur als höchstens solche, die auf eine verschiedene Leitungsrichtung hinweisen, und auch diese ist, wie es scheint, nur bei den weiter differenzierten Nervenzellen zu finden (S. 72 f.). Physiologisch spricht sich sodann die Indifferenz der Funktion in der gleichartigen Natur der Kräfte aus, die in den nervösen Elementen ihren Sitz haben. Jene einander ergänzenden Energieformen, die wir nach ihren mechanischen Effekten als Erregung und Hemmung, als positive und negative Molekulararbeit bezeichneten (Kap. III, S. 94, 117), sie erscheinen überall als die einfachen Substrate der Funktionen; und wenn es auch zunächst die Wirkungen der mechanischen Anhangsgebilde des Nervensystems, der Muskeln, sind, die hier für die Ausbildung der Grundbegriffe der physiologischen Mechanik des Nervensystems maßgebend waren, so haben wir doch, da diese peripheren Wirkungen immer nur in ihrer symptomatischen Bedeutung in Betracht kamen, allen Grund, auch abgesehen von dieser durch besondere äußere Bedingungen bestimmten Ausdrucksweise, eine wesentliche Gleichartigkeit der nervösen Prozesse vorauszusetzen. Psychologisch endlich liegt die Hauptstütze unseres Prinzips darin, daß sich die spezifischen Unterschiede der sinnlichen Bewußtseinsinhalte, soweit sie elementarer Natur sind, überall in Empfindungs- und Gefühlsqualitäten auflösen, die von den Funktionen peripherer Elemente abhängen. Insoweit das zen-

trale Nervensystem an den höheren psychischen Vorgängen beteiligt ist, kann es sich daher auch nicht in der Erzeugung neuer spezifischer Qualitäten, sondern nur in den unendlich vielgestaltigen Wechselbeziehungen jener sinnlichen Elemente unseres Seelenlebens betätigen.

c. Prinzip der Übung und Anpassung.

»Übung« besteht ihrem geläufigen Begriff nach in der Vervollkommnung einer Funktion durch wiederholte Ausführung derselben. Das Prinzip der Übung besteht daher mit Bezug auf die Funktionen des Nervensystems darin, daß sich jedes zentrale Element sowohl für sich selbst wie in seinem besonderen, durch die Lebensverhältnisse gesetzten Zusammenwirken mit anderen Elementen zu einer bestimmten Funktion oder zur Beteiligung an einer solchen um so mehr eignet, je häufiger es durch äußere Bedingungen zu derselben veranlaßt wird. Als das Elementarphänomen der Übung haben wir die Zunahme der Erregbarkeit durch die Reizung kennen gelernt (S. 111 f.). Da dieses Elementarphänomen allen Elementen des Nervensystems zukommt, indem es sich sogar noch an den isolierten Nerven nachweisen läßt, in länger dauernden Nachwirkungen aber vor allem bei den zusammenhängenden Neuronen und Neuronenketten erkennbar wird, so haben wir alle Ursache, in demselben die Grundlage für die großen Veränderungen zu erblicken, welche die Nervenapparate selbst und ihre Anhangsorgane fortwährend durch die Funktion erfahren, Veränderungen, die, namentlich wenn man sie auf die generelle Entwicklung ausdehnt, die Organe selbst zu einem wesentlichen Teil als die Produkte ihrer Funktionen erscheinen lassen. Als die Kehrseite der Übungsvorgänge bietet sich dagegen jene Abnahme und schließliche Aufhebung der Funktionen, die, als Wirkungen des Funktionsmangels, zugleich mit der Degeneration und Verödung der morphologischen Substrate derselben verbunden sind (S. 85).

Sobald sich der Übungsvorgang nicht darauf beschränkt, die Größe einer Funktion quantitativ zu steigern, sondern sobald er neue Kombinationen elementarer Vorgänge herbeiführt, durch welche der qualitative Wert einer komplexen Funktion verändert und, dem allgemeinen Charakter der Übung gemäß, günstiger für die vorhandenen Bedingungen gestaltet wird, so bezeichnet man einen solchen Übungsvorgang als Anpassung. Die Anpassung kann demnach nie etwas anderes sein als ein Resultat elementarer Übungsvorgänge. Zugleich ist sie aber ein komplexerer Vorgang, indem ihr wesentlicher Charakter in einer Mehrheit von Einübungen besteht, die einen bestimmten zweckmäßigen Gesamterfolg herbeiführen. Dabei bringt es dann zugleich dieser komplexe Charakter mit sich, daß sich mit der gesteigerten Einübung in einer be-

stimmten Richtung eine Verminderung derselben in einer andern verbinden kann, oder daß gewisse Elemente an Übung gewinnen und daneben gleichzeitig andere an Übung verlieren. Auf diese Weise können durch veränderte Lebensbedingungen bestimmte Nervenbahnen gangbarer gemacht werden, indes andere sich schließen. Derselbe Funktionswechsel, wie er bei dieser Schließung und Bahnung von Leitungswegen vorkommt, kann aber auch ganze Gebiete von Nervenzellen betreffen. Für die nervösen Funktionen sind so diejenigen Anpassungen von besonderer Bedeutung, bei denen neu eingeübte Elemente für andere eintreten, die durch irgendwelche äußere oder innere Bedingungen ihre Leistung eingestellt haben. Die so sich ergebenden Erscheinungen fassen wir wegen ihrer großen Wichtigkeit für die zentralen Vorgänge unter dem besonderen Prinzip der »Stellvertretung« zusammen.

d. Prinzip der Stellvertretung.

Die Stellvertretung ist im Gebiet der zentralen wie anderer physiologischer Funktionen überall nur ein Spezialfall der Übung und Anpassung: sie ist insofern ein extremer Spezialfall, als sie sich hierbei auf Funktionen erstreckt, zu denen die betreffenden Elemente zwar natürlich die erforderlichen Anlagen in sich tragen mußten, die sie aber direkt bis dahin nicht ausgeübt haben. Eine solche Einübung auf stellvertretende Funktion kann nun, wie die vorangegangenen Betrachtungen gezeigt haben, in einer doppelten Weise vorkommen: erstens indem Elemente und Elementenkomplexe, die bis dahin nur einen Teil einer zusammengesetzten Funktion erfüllten, infolge des Wegfalls anderer, einem ergänzenden Funktionsbestandteil zugeordneter Elemente, für das Ganze dieser Funktion eintreten; und zweitens indem zentrale Elemente infolge der Funktionsfähigkeit anderer, ihnen irgendwie räumlich zugeordneter, für Funktionen eintreten, an denen sie bis dahin überhaupt nicht beteiligt waren. Den ersten dieser Fälle können wir danach als Stellvertretung durch Ausdehnung des Funktionsgebiets, den zweiten als Stellvertretung durch Neuerwerb von Funktionen bezeichnen. Die erste Form beruht auf der ursprünglichen funktionellen Zusammengehörigkeit nervöser Gebiete, die räumlich weit voneinander entfernt sein können; die zweite Form beruht umgekehrt auf dem räumlichen Zusammenhang von Elementen, zwischen denen eine ursprüngliche funktionelle Beziehung nicht nachzuweisen ist. Dabei kann übrigens dieser räumliche Zusammenhang entweder in der unmittelbaren Nachbarschaft auf der gleichen Seite liegender Neuronen, oder er kann in der Verbindung entfernterer Gebiete durch Assoziationsfasern bestehen: im letzteren Fall sind es wohl namentlich die symmetrisch gelegenen Rindengebiete

der beiden Großhirnhemisphären, die durch die zwischen den beiden Hirnhälften verlaufenden Assoziationssysteme solche Stellvertretungen zulassen. Dies ist z. B., wie oben (S. 288f.) bemerkt, bei den in der Regel einseitig ausgebildeten Funktionsgebieten der Sprachzentren wahrscheinlich.

Die erste der zwei genannten Formen der Stellvertretung, die durch Ausdehnung der Funktion, manifestiert sich im allgemeinen als eine allmählich eintretende Kompensation solcher Störungen, die infolge der partiellen Schädigung eines größeren Funktionsgebietes eingetreten sind, durch die gesteigerte Funktion anderer, schon ursprünglich an der gleichen Gesamtfunktion beteiligter Gebiete. Solche Kompensationen können von übergeordneten Zentren ausgehen, die unter Umständen die durch die Läsionen der untergeordneten bewirkten Störungen nahezu vollständig ausgleichen; oder sie können auch umgekehrt untergeordneten Zentren zufallen, die, wenn die Leistungen der höheren hinwegbleiben, bis zu einem gewissen Grade, wenn auch wohl niemals vollständig, den eingetretenen Mangel decken. Beispiele der ersten, durch die stellvertretende Funktion übergeordneter Zentren erfolgenden Kompensation bietet die nicht selten zu beobachtende allmähliche Ausgleichung der bei Kleinhirnverletzungen, bei Läsionen des Zwischen- und Mittelhirngebietes erfolgenden Störungen. Ein Beispiel der zweiten Art ist der teilweise Ersatz solcher Funktionen, die normalerweise an die Mitwirkung gewisser Rindenzentren gebunden sind, durch eine gesteigerte kompensierende Leistung der Zwischen- und Mittelhirnzentren, wie eine solche besonders bei den ihrer Großhirnhemisphären beraubten Tieren zu beobachten ist (S. 312 ff.). Für beide Formen der Stellvertretung ist neben dem Prinzip der Übung und Anpassung auch das der Verbindung der Elemente von entscheidender Bedeutung. Alle diese Kompensationen würden nicht zustande kommen können, wenn sich nicht stets die zentrale Funktion in eine Anzahl von Teilfunktionen gliederte, bei deren jeder bereits die sämtlichen Faktoren zusammenwirken, die für die ganze Funktion erforderlich sind, so daß dadurch ebenso das höhere Zentralgebiet die für die Leistungen des niedrigeren, wie dieses die für die des höheren erforderlichen Grundbestandteile enthält. So wiederholen sich allem Anscheine nach in der Sehrinde auf einer höheren, komplexeren Stufe die dem Mittelhirngebiet des Sehzentrums eigentümlichen Beziehungen sensorischer und motorischer Leitungsverbindungen. (Vgl. Fig. 78, S. 234.) Eben deshalb können dann aber auch von der Sehrinde aus die hier gesetzten Störungen, und können umgekehrt sogar in einem gewissen Grade die Defekte der Sehrinde durch die Mittelhirnzentren ausgeglichen werden. Doch sind solche Ausgleichungen im allgemeinen für die einfachen Funktionen um so weniger möglich, je näher der Peripherie die Läsionen eintreten; und sie

erfolgen für die komplexen Funktionen um so unvollständiger, ein je höheres Funktionszentrum zerstört ist. Die Unterbrechung der sensibeln Nervenleitungen im Rückenmark und in den peripheren Nerven ist überhaupt keiner Kompensation durch Stellvertretung zugänglich. Anderseits können aber auch die Störungen der Sinneswahrnehmung und ihrer assoziativen Verbindungen, die durch die Zerstörungen der Rindengebiete bewirkt werden, durch die Einübung der niederen Zentren immer nur unvollständig ausgeglichen werden.

Wesentlich anders verhalten sich diejenigen Formen der Stellvertretung, die in dem direkten oder durch Assoziationsfasern vermittelten räumlichen Zusammenhang der Elemente ihre Grundlage haben. Da hier die neu eingeübten Teile anscheinend ganz neue Funktionen erwerben, so liegt die Annahme nahe, es handle sich dabei um Gebiete, die, ehe sie die Stellvertretung übernahmen, überhaupt funktionslos gewesen seien. In der Tat hat man diese Annahme, meist in Verbindung mit Hypothesen über die komplexe Funktion der Elemente selbst, vielfach für eine selbstverständliche gehalten und danach namentlich die Großhirnrinde als ein Funktionsgebiet betrachtet, welches eine große Zahl von Reserveelementen in sich berge, die, an und für sich funktionslos, bloß zur Stellvertretung für etwa defekt gewordene Elemente bestimmt seien. Aber dieser Annahme steht, abgesehen von den bedenklichen teleologischen Nebenvorstellungen, die dem Begriff der funktionellen Reserveelemente anhaften, vor allem die Tatsache im Wege, daß funktionslose Elemente stets allmählich degenerieren und atrophieren (Fig. 22, S. 85). Wären also z. B. die »Sprachzentren« der rechten Hirnhälfte überhaupt funktionslos, so würde nicht zu begreifen sein, warum sie nicht schon im Laufe eines langen individuellen Lebens und noch mehr im Laufe vieler Generationen gänzlich zugrunde gegangen sind. Diese Schwierigkeit dürfte schwinden, wenn man an der durch das Prinzip der Verbindung der Elemente geforderten Voraussetzung festhält, daß überhaupt zu einer komplexen Funktion ein verwickeltes Zusammenwirken zentraler Elemente und ihrer leitenden Verbindungen erfordert wird. Dann bietet sich aber von selbst statt der obigen eine zweite Annahme als die weitaus wahrscheinlichere: die Annahme nämlich, daß den neu einzuübenden Elementen auch hier eine gewisse, nur verhältnismäßig zurücktretende Mitwirkung bei der normalen Funktion zukam, und daß demnach die Stellvertretung wieder nur in einer Steigerung der Leistungen in der den Elementen schon normalerweise zukommenden Richtung besteht. Der Eintritt der Aphasie nach Zerstörung der Sprachzentren der linken Seite würde dann nicht so zu deuten sein, daß die Sprachfunktionen überhaupt nur auf dieser linken Seite ihren Sitz hätten, oder daß etwa gar, wie man vom Stand-

punkt der Hypothese der Wortlokalisation aus gemeint hat, auf der rechten Seite nur gewisse untergeordnete Wortformen, z. B. die Interjektionen, lokalisiert seien. Vielmehr würde anzunehmen sein, daß in dem überaus verwickelten Zusammenwirken von Neuronengebieten, das bei einer so komplexen Funktion wie der Sprache erfordert wird, weite Gebiete beider Hirnhälften beteiligt, daß aber allerdings die Gebiete der linken Hirnhälfte normalerweise die geübteren sind, nach deren Zerstörung daher besonders augenfällige Defekte zurückbleiben. Die größere Einübung der äußeren Bewegungsorgane der rechten im Verhältnis zu denen der linken Körperseite liefert, wie sie genetisch mit jener ungleichen Ausbildung der Sprachzentren wahrscheinlich zusammenhängt, so auch tatsächlich wohl die zutreffendste Analogie für diese Funktionsübung selbst: die Organe der einen Körperseite sind die geübteren, aber sie sind nicht die allein tätigen, und eben deshalb ist eine Stellvertretung durch neue Einübungen möglich.

e. Prinzip der relativen Lokalisation.

Daß die zentralen Funktionen in gewissem Sinne nicht anders wie die der peripheren Organe räumlich gesondert sind, ist unzweifelhaft. Ebenso macht sich aber auf der andern Seite, im Gegensatze zu den peripheren Organen, das Zentralorgan, wie dieser Name es andeutet, als eine Zentralisierung und dadurch zugleich als eine Verbindung der Funktionen geltend, die eine absolute, jede einzelne Leistung in feste Grenzen einschließende Funktion von vornherein unmöglich macht, wie sich denn auch eine solche in der Beobachtung nicht bestätigt. In doppeltem Sinne wird nun bei den Zentren des Nervensystem das in den peripheren Organen infolge der an die äußeren Funktionen gebundenen Strukturunterschiede strenger festgehaltene Prinzip der Arbeitsteilung und der mit dieser zusammenhängenden Lokalisation der Funktionen durchbrochen: erstens, indem sich jede zentrale Funktion, und das um so mehr, einer je höheren Stufe sie in der Reihenfolge der Leistungen angehört, in eine Anzahl von Unter- und Hilfsfunktionen gliedert, die an und für sich größere und zum Teil sogar weit auseinanderliegende Gebiete des zentralen Nervensystems umfassen; und zweitens, indem die Vorgänge der Übung, Anpassung und Stellvertretung eine Abhängigkeit auch der räumlichen Zentralisation einer Funktion von der Ausübung derselben und von den Bedingungen, unter denen diese Ausübung steht, anzeigen, die mit einer festen räumlichen Begrenzung unvereinbar ist. So ist z. B. das Sehzentrum keineswegs auf das als »Sehrinde« bezeichnete Gebiet des Occipitalhirns zu beschränken, sondern die Knotenpunkte der Sehleitung in den niederen Nervenzentren haben um so mehr einen Mitanspruch auf

diesen Namen, als sie nicht bloß bei den normalen Funktionen des Sehens fortwährend mitbeteiligt sind, sondern sogar bis zu einem gewissen Grade aushelfend für die Funktionen des höheren Gebietes eintreten können. Insofern nun aber das Prinzip der Stellvertretung ebenso wie das der Übung und Anpassung eine Abhängigkeit von äußeren und inneren Bedingungen in sich schließt, die einen Wechsel der elementaren Funktionen innerhalb einer gewissen Breite gestatten, kann überhaupt die Lokalisation der zentralen Funktionen nur als eine relative, d. h. eben von den jeweiligen Funktionsbedingungen abhängige und mit ihnen wechselnde angesehen werden. Hierdurch steht dieses Prinzip zugleich in engster Beziehung zu dem der Verbindung der Elemente und dem der Indifferenz der Funktion. Denn ohne die für jede, auch die einfachste Leistung erforderliche Verbindung der Elemente würde eine nach den Bedingungen wechselnde Verschiebung der Funktionsgrenzen unmöglich sein; und nicht minder setzt eine solche Veränderung eine ursprüngliche und bei vielen zentralen Elementen eine dauernde Indifferenz der Funktion voraus. So schließen sich in dem Prinzip der relativen Lokalisation noch einmal alle vorangegangenen Prinzipien als dessen notwendige Voraussetzungen zusammen, wogegen dieselben mit einer absoluten Lokalisation der zentralen Funktionen, wie sie häufig angenommen wurde, durchgängig im Widerspruche stehen.

Die oben erörterten fünf Prinzipien haben sich in der Entwicklung der Lehre von den zentralen Funktionen nur sehr langsam Bahn zu brechen vermocht; und vielfach ist es denselben noch heute nicht gelungen, sich gegen abweichende Anschauungen durchzusetzen. Die Hindernisse, die ihnen in der wissenschaftlichen Überlieferung entgegenstanden und die ihnen namentlich innerhalb der anatomischen und physiologischen Forschung zum Teil noch immer entgegenstehen, finden darin ihren deutlichsten Ausdruck, daß jedes der genannten Prinzipien eine seinem Inhalte nach diametral entgegengesetzte Auffassung beseitigen mußte, ehe es selbst zur Annahme gelangen konnte. Auf diese Weise sind es wesentlich fünf dogmatische Vorurteile gewesen, in deren allmählicher, Schritt für Schritt durch die Tatsachen erzwungener Widerlegung sich die Entwicklung der neueren Nervenphysiologie vollzieht. So wird 1 im Gegensatze zum Prinzip der Verbindung der Elemente von vielen Physiologen noch heute die Annahme einer Autonomie der Elemente bevorzugt. Demnach setzt man voraus, daß den psychischen Bewußtseinsinhalten, selbst den einfachsten, nicht komplexe Funktionen entsprechen, an denen zahlreiche physiologische Elemente beteiligt sind, sondern daß umgekehrt die physiologischen Elemente, die Nervenzellen, sehr komplexe psychische Funktionen verrichten könnten: so soll eine einzelne Nervenzelle je nach Umständen Trägerin einer Empfindung oder auch einer zusammengesetzten Vorstellung, eines Begriffs sein. Wie ernsthaft diese Hypothese gemeint ist, erhellt daraus, daß man sich bemüht hat, nach der Zahl der Zellen in der Großhirnrinde die Anzahl der Vorstellungen abzuschätzen, die äußersten Falls ein individuelles

Bewußtsein zu beherbergen vermöge[1]. Wenn nun auch die Bedeutung dieser Hypothese zuweilen dahin ermäßigt wurde, daß man sie lediglich als eine provisorische bezeichnete, so entbehrt sie doch selbst in dieser Form der Berechtigung. Denn eine provisorische Hypothese ist so lange nützlich, als sie die bekannten Tatsachen in einen Ausdruck zusammenfaßt, der die weitere Untersuchung fördern kann. Wenn aber eine Hypothese einen Weg zeigt, der unzweifelhaft in einer der Wahrheit diametral entgegengesetzten Richtung liegt, so verwandelt sie sich in ein schädliches Vorurteil.

Im Gegensatze zum Prinzip der Indifferenz der Funktion gilt sodann meist heute noch 2) das sogenannte Gesetz der spezifischen Energie als eine besonders wertvolle Errungenschaft der neueren Nerven- und Sinnesphysiologie. Doch ist es beachtenswert, daß sich dieser Satz insofern in einem allmählichen Rückzuge befindet, als er von denjenigen Elementen, bei denen er sich durch die tiefer eindringende Untersuchung als unhaltbar erwiesen hatte, allmählich auf solche zurückzog, deren funktionelle Eigenschaften noch weniger erforscht sind, um dann endlich bei denjenigen stehen zu bleiben, bei denen wirkliche charakteristische Unterschiede von Bau und Funktion die Annahme einer Besonderheit der Leistung rechtfertigen. Zuerst wurde nämlich den Nervenfasern eine spezifische Funktion zugeschrieben; dann, als man sich daran gewöhnt hatte, die Nerven als relativ indifferente Leiter der nervösen Vorgänge anzusehen, wurden die Nervenzellen als Träger der spezifischen Funktionen auserwählt. Heute, wo sich der gleichartige Charakter auch dieser zentralen Elemente mehr und mehr der Untersuchung aufdrängt, läßt sich mit Sicherheit voraussagen, daß die peripheren Sinneselemente die letzte Station sein werden, bei der diese Verschiebung schließlich anlangt und mit einer gewissen relativen Berechtigung stehen bleiben kann, während die zentralen Elemente nur indirekt, insoweit nämlich die Einflüsse der Übung und Anpassung hier eine Rolle spielen, in Betracht kommen[2].

Mehr als das Gesetz der spezifischen Energie sind gegenwärtig diejenigen beiden Dogmen im Rückzug begriffen, die dem Prinzip der Übung und Anpassung sowie dem der Stellvertretung als ihre Kontraste gegenüberstehen, nämlich 3) die Annahme der Ursprünglichkeit und 4) die der Unveränderlichkeit der funktionellen Eigenschaften. Beide besitzen in der Nervenphysiologie nur noch insofern eine fortwirkende Kraft, als sie eigentlich logische Konsequenzen aus dem strenge durchgeführten Gesetz der spezifischen Energie sind. Da man aber doch nicht umhin kann, den zahlreichen Tatsachen, die auf die Einflüsse der Übung, Anpassung und Stellvertretung hinweisen, ihr Recht zuzugestehen, so ergibt sich hieraus um so mehr ein zwiespältiger und darum innerlich unhaltbarer Zustand. Dieser stellt sich dann nicht minder 5) bei der im Gegensatze zu dem Prinzip einer bloß relativen Lokalisation immer noch festgehaltenen Annahme einer absoluten Lokalisation ein. In der Verbindung dieser Annahme mit der einer spezifischen Energie und der einer mehr oder minder komplexen Natur der Funktion der Elemente besteht seinem logischen Grundcharakter nach das Lehrgebäude der

[1] MEYNERT, Vierteljahrsschrift f. Psychiatrie, Bd. 1, 1867, S. 80. H. MUNK, Über die Funktionen der Großhirnrinde, Einleitung S. 9.

[2] Über die Einschränkungen, die dem sogenannten Gesetz der Energie bei seiner Anwendung auf die peripheren Sinneselemente beizufügen sind, vgl. übrigens Abschn. II, Kap. VIII.

Phrenologie. In der immer und immer wieder hervortretenden Tendenz, die Phrenologie in irgendwie modifizierter, den Anschauungen der heutigen Anatomie, Physiologie und Psychologie angepaßter Form zu erneuern, äußert sich daher ebensosehr das große Beharrungsvermögen jener Dogmen, wie der innere Zusammenhang derselben. In der Tat, mit der spezifischen Energie ist die Ursprünglichkeit, die Konstanz, die komplexe Natur und die absolute Lokalisation der elementaren Funktionen von selbst gegeben; und umgekehrt werden alle diese Annahmen hinfällig, sobald man der Übung und Anpassung ihre Rechte einräumt und demzufolge auch die Möglichkeit einer Stellvertretung in gewissen Grenzen zugibt, woraus dann schließlich die bloß relative Lokalisation der Funktionen und rücksichtlich der Elemente die ursprüngliche Indifferenz, die für die große Mehrzahl der zentralen Elemente wahrscheinlich zugleich eine bleibende ist, folgt. So bilden die fünf erörterten Prinzipien ebenso ein zusammengehöriges Ganzes, wie dies die ihnen gegenüberstehenden Dogmen der älteren Nervenphysiologie tun. Teils in dieser Zusammengehörigkeit, in der eine Voraussetzung die andere stützte, teils in dem einfacheren Charakter der überlieferten Lehrsätze gegenüber den größeren Anforderungen, welche die neue Anschauung an die physiologische und psychologische Analyse der Erscheinungen stellt, wird man wohl, neben der natürlichen Erhaltungstendenz eingewöhnter Vorurteile, die zureichenden Gründe für die Hindernisse sehen dürfen, mit denen eine dem allgemeinen Stand unserer physiologischen und psychologischen Kenntnisse entsprechende Auffassung der zentralen Funktionen noch heute zu kämpfen hat. Anzunehmen, mit der Existenz eines zentralen Elementes sei der spezifische Inhalt einer Empfindung von selbst gegeben, oder mit der »Projektion« des Netzhautbildes auf eine zentrale Sinnesfläche sei der Sehakt vollendet, oder das »Wortgedächtnis«, die »Intelligenz« usw. seien so, wie sie in der populären Psychologie als ungeteilte Begriffe figurieren, auch in fest abgegrenzten Hirnregionen lokalisiert, — alles dies anzunehmen, ist natürlich sehr viel einfacher, als die Konsequenzen zu ziehen, die sich aus den oben aufgestellten Prinzipien ergeben. Aber, abgesehen davon, daß jene Vorstellungen den Tatsachen widerstreiten, sind sie schon deshalb unmöglich, weil sie auf einer gänzlich unhaltbaren Psychologie, auf unzulänglichen physiologischen Begriffen und im Grunde selbst auf einer antiquierten Auffassung vom Bau des Nervensystems beruhen. Darum, wenn die Anatomen gegenwärtig noch immer zu den eifrigsten Verfechtern phrenologischer Ansichten gehören, so haben sie diesen Fehler selbst schon im voraus gesühnt, dadurch daß sie die wichtigsten Bausteine zur Begründung einer geläuterten Erkenntnis der zentralen Funktionen zusammentrugen.

Zweiter Abschnitt.

Von den Elementen des Seelenlebens.

Siebentes Kapitel.

Grundformen psychischer Elemente.

1. Begriff des psychischen Elementes.

a. Veränderlichkeit und Zusammensetzung der psychischen Erlebnisse.

Der nächste Eindruck, den unsere seelischen Erlebnisse bei ihrer unmittelbaren Wahrnehmung auf uns hervorbringen, ist der eines unaufhörlichen, nirgends der Beobachtung stille haltenden Geschehens, das zugleich in jedem Augenblick von überaus zusammengesetzter Beschaffenheit ist. Diese Eigenschaften drängen sich um so lebhafter auf, je mehr wir uns bemühen, irgend ein einzelnes Erlebnis entweder in der ihm in einem gegebenen Moment zukommenden Beschaffenheit festzuhalten, oder es aus seinen Verbindungen zu isolieren. Im ersten Fall überzeugen wir uns leicht, daß, wo sich irgend einmal ein Inhalt des Bewußtseins auf den ersten Anschein als ein relativ dauernder darbieten sollte, dies nur darauf beruht, daß wir leisere Veränderungen oder selbst einen raschen Wechsel mit andern Inhalten übersehen haben. Im zweiten Fall pflegen sich irgend welche dunkler bewußte Vorgänge als zunächst unbemerkt gebliebene begleitende Bedingungen der direkt wahrgenommenen herauszustellen. So kann man z. B. bei geringerer Aufmerksamkeit oder bei mangelnder Übung in der Selbstbeobachtung der Meinung sein, während einer längeren Betrachtung eines Sehobjektes beharre fortwährend dieselbe Vorstellung, und es sei also mindestens in bezug auf diesen besonderen Inhalt unser psychischer Zustand kein fließender, sondern ein zwischen gewissen Zeitgrenzen dauernder. Nichtsdestoweniger erkennt man bei aufmerksamer Selbstbeobachtung leicht, daß diese Meinung eine Täuschung ist.

Sie wird durch den Umstand, daß wir uns im Wechsel unserer Wahrnehmungen von der Konstanz des äußeren Gegenstandes überzeugen, begünstigt; daher man denn auch hinsichtlich anderer psychischer Erlebnisse, z. B. eines Affektverlaufs, eines Willensvorganges oder selbst eines Gefühlszustandes, nicht so leicht der gleichen Täuschung anheimfällt. Vergegenwärtigt man sich aber z. B. genau den Tatbestand bei der Wahrnehmung eines uns dauernd gegebenen Objektes, so erweist sich derselbe nicht minder als ein fortwährend fließendes Erlebnis, wie etwa eine Willenshandlung. Nur ist bei jenem der Wechsel unregelmäßiger, so daß der Eindruck eines bestimmten Verlaufs nicht unmittelbar an eine gewisse Gesetzmäßigkeit in der Aufeinanderfolge der Phasen des Vorganges gebunden ist.

Nicht anders wie mit der angeblich beharrlichen Dauer verhält es sich mit der scheinbaren Einfachheit psychischer Inhalte. Wo wir etwa auf den ersten Anschein meinen möchten, einen einfachen Tatbestand wirklich zu finden, da zeigt sich dieser regelmäßig nicht bloß von andern, zunächst übersehenen Inhalten begleitet und demnach infolge seiner Verbindung mit diesen zusammengesetzt, sondern er bietet schon in seiner eigenen, ohne Rücksicht auf solche Verbindungen betrachteten Beschaffenheit ein kompliziertes Verhalten. So könnte man vielleicht denken, die Empfindung eines leuchtenden Punktes oder eines reinen, von allen Nebentönen und Nebengeräuschen befreiten Tones sei etwas psychisch Einfaches. Aber es ist klar, daß man einen Punkt überhaupt nicht isoliert vorstellen kann, sondern daß er uns immer nur in einem Gesichtsfeld gegeben ist, welchem letzteren wir überdies eine Beziehung zu unserem eigenen Körper anweisen. Näher kommt wohl der einfache Ton dem wirklich Einfachen. Aber auch ihn können wir nicht loslösen von unserem gesamten zeitlich-räumlichen Wahrnehmen: wir hören ihn irgendwo im Raume, bringen ihn also wiederum in jene Beziehungen, inmitten derer sich unser eigner dunkel vorgestellter Körper befindet, und wir bringen ihn außerdem, indem wir ihn als einen in der Zeit dauernden Eindruck auffassen, in jedem Augenblick in Verbindung mit den vorangehenden Empfindungen. Endlich aber wird es kaum vorkommen, daß der Ton nicht auch ein gewisses Gefühl, z. B. ein Wohlgefallen, oder Gefühle, die an die Spannung der Aufmerksamkeit gebunden sind, erregte. Halten wir daher unter Umständen irgend ein psychisches Erlebnis für einfach, so beruht dies stets darauf, daß wir gewisse tatsächlich gegebene Inhalte allein berücksichtigen, weil ihnen allein unsere Aufmerksamkeit zugekehrt ist, während andere, für die diese Bevorzugung nicht zutrifft, uns entgehen.

b. Bedingungen der psychologischen Analyse und Abstraktion.

Obgleich hiernach die Voraussetzung, daß innerhalb unserer psychologischen Erfahrung irgend welche Inhalte vorkommen, die uns unmittelbar als einfache, nicht zusammengesetzte gegeben wären, ebenso wenig zutrifft wie die andere, daß uns in ihr jemals dauernde Gegenstände oder Zustände begegnen, so führen nun doch die allgemeinen Eigenschaften des seelischen Geschehens Bedingungen mit sich, die uns fortwährend veranlassen, die zusammengesetzten Inhalte des Bewußtseins in einfachere Bestandteile zu sondern. Diese Bedingungen bestehen einerseits in den Beziehungen, in die die verschiedenen psychischen Erfahrungsinhalte bei ihrem fortwährenden Wechsel zu einander treten, und anderseits in jener eigentümlichen, später näher zu analysierenden psychischen Funktion, die wir mit dem Namen der »Aufmerksamkeit« belegen, und die wesentlich in der Fähigkeit besteht, abwechselnd einzelne Bestandteile psychischer Erlebnisse klarer und deutlicher aufzufassen als andere[1]. Vermöge der ersten dieser Bedingungen bieten sich uns die Bestandteile des psychischen Geschehens in fortwährend wechselnden Verbindungen, so daß sich dadurch die einzelnen, obgleich sie an sich niemals isoliert vorkommen, doch als relativ selbständige Teilinhalte aussondern. Vermöge der zweiten heben sich dann aber solche sich aussondernde Bestandteile aus dem Fluß des psychischen Geschehens heraus, sie werden klarer und deutlicher als die übrigen, mit denen sie verbunden sind, aufgefaßt, und auf diese Weise wiederum als selbständige Gebilde festgehalten.

Aus diesen objektiven und subjektiven Bedingungen des psychischen Geschehens ergeben sich von selbst die Eigentümlichkeiten und die Aufgaben der psychologischen Analyse und Abstraktion. Findet sich irgend ein psychischer Inhalt *a* in verschiedenen Momenten in wechselnden Verbindungen *a b c d . .*, *a m n o p . .*, *a x y z . .*, so liegt darin zunächst ein objektives Motiv, ihn als ein innerhalb dieses Wechsels Dauerndes zu denken, und sodann ein subjektives Motiv, ihn vor den übrigen, dunkler bleibenden Bestandteilen zu bevorzugen. Sollte es sich dann etwa im Verlauf des psychischen Geschehens herausstellen, daß sich ein solcher Bestandteil *a* in andern Zusammenhängen wieder in weitere, noch einfachere Produkte zerlegt, so wiederholt sich an ihm naturgemäß der gleiche Prozeß, bis schließlich nur noch Bestandteile zurückbleiben, bei denen in dem empirischen Verlauf des Geschehens eine weitere Zerlegung nicht mehr eintritt. Diese letzten Bestandteile, die sich so lediglich vermöge der Verhältnisse ihres Vorkommens als nicht weiter

---

[1] Näheres über die Eigenschaften der Aufmerksamkeit unten Abschn. V. Vgl. auch oben, S. 378 ff.

zerlegbare ergeben, bezeichnen wir hiernach als psychische Elemente. Aus den erwähnten Bedingungen ihrer Aussonderung aus den komplexen psychischen Vorgängen geht demnach hervor, daß sie einerseits rein empirische Elemente sind, und daß sie anderseits doch in der isolierten und dauernden Beschaffenheit, in der wir sie uns begrifflich fixiert denken, in der Wirklichkeit niemals existieren, teils weil sie immer mit andern Elementen verbunden sind, teils weil sie fortwährend an dem Fluß des psychischen Geschehens teilnehmen. Die psychischen Elemente sind also insofern reine Produkte begrifflicher Abstraktion, als sie in dem isolierten und beharrenden Zustand, in dem wir sie uns zum Behuf der Untersuchung ihrer fundamentalen Eigenschaften denken, keine Realität besitzen. Gleichwohl sind sie unmittelbare Inhalte der wirklichen Erfahrung selbst, da sie niemals anders gedacht werden können, als mit den ihnen in der unmittelbaren Wahrnehmung zukommenden Eigenschaften. Sie sind, wie wir uns kurz ausdrücken können, Produkte begrifflicher Abstraktion mit Rücksicht auf ihre Isolierung von andern psychischen Inhalten; sie sind aber selbst Inhalte unmittelbarer Wahrnehmung, und daher in bezug auf die ihnen selbst beizulegenden Eigenschaften durchaus anschaulicher Natur. In der ersten dieser Beziehungen gleicht der Begriff des psychischen dem des physischen Elementes, wie ihn die Naturwissenschaft auf den verschiedenen Gebieten, auf denen sie sich des Elementenbegriffs bedient, anwendet. Auch von den Atomen der Physik und Chemie wird ja im allgemeinen vorausgesetzt, daß sie nur in Verbindungen vorkommen. Dagegen unterscheiden sich in bezug auf die zweite der genannten Eigenschaften die psychischen sehr wesentlich von den physischen Elementarbegriffen, indem die letzteren auch nach ihrem eigenen Inhalt nur begriffliche Eigenschaften besitzen. Dies hängt auf das engste mit der wesentlich verschiedenen Enstehungsweise der Elementarbegriffe auf beiden Gebieten zusammen. Zur Annahme irgend welcher physischer Elemente gelangen wir überall erst auf dem Wege abstrakter Begriffsbildungen, während sich die psychischen Elemente bei der Analyse unserer unmittelbaren Erlebnisse als die letzten anschaulich gegebenen Bestandteile aussondern. So finden sich z. B. unter diesen Erlebnissen mannigfache, fortwährend wechselnde und fließende Vorstellungen farbiger Gegenstände, und unter den letzteren kehrt irgend eine bestimmte Farbe, z. B. ein Grün von einer gewissen Qualität und Intensität, in mannigfach wechselnden Verbindungen wieder. Wenn wir nun aus allem diesem Wechsel diese bestimmte Farbe isolieren, und wenn wir demnach insbesondere auch von den ebenfalls dem Wechsel unterworfenen zeitlichen und räumlichen Beziehungen abstrahieren, so besitzt jenes bestimmte Grün für uns die Bedeutung eines psychischen Elementes, weil es sich eben nicht weiter in einfachere, eben-

falls dem Wechsel unterworfene Bestandteile zerlegen läßt. Ähnlich verhält es sich mit dem was wir einen »einfachen Ton« nennen. Als das den einfachen von den zusammengesetzten Klängen unterscheidende Merkmal betrachten wir es, daß er nur eine einzige Tonhöhe enthält, die zugleich in einer bestimmten Intensität gegeben ist, während die Klänge und noch mehr die Zusammenklänge stets mehrere solche Töne umfassen. Wenn wir nun wiederum davon abstrahieren, daß wir jeden Ton in räumliche und zeitliche Beziehungen bringen, und daß die wirklich gehörten Töne im allgemeinen »Klänge« sind, d. h. aus einer Mehrheit einfacher Töne bestehen, wobei die Unterscheidung der letzteren wesentlich dadurch erleichtert wird, daß die neben einem stärkeren Hauptton gehörten Nebentöne wechseln und in gewissen Grenzfällen unmerklich werden, so bleibt als einfacher Ton auch hier ein nicht weiter zerlegbarer, aber gleichwohl in der unmittelbaren Wahrnehmung enthaltener Bestandteil, d. h. ein psychisches Element. Geht man von diesen Fällen aus, in denen uns durch die objektiven Bedingungen die unmittelbare Zerlegung unserer psychischen Erlebnisse in Elemente erleichtert wird, um die ähnlichen Gesichtspunkte auf andere, mehr subjektive und daher einer experimentellen Beeinflussung direkt weniger zugängliche Inhalte anzuwenden, z. B. auf einen Affekt, auf einen Willensvorgang u. dergl., so erkennt man unschwer, daß es hier zwar unter Umständen zweifelhafter sein kann, welche Bestandteile eines Geschehens als nicht weiter zerlegbare psychische Elemente anzusehen seien. Dagegen kann es nicht zweifelhaft sein, daß die durch den Wechsel der Vorgänge einerseits und durch die veränderliche Richtung der Aufmerksamkeit anderseits bedingte unmittelbare Analyse hier ebenfalls bei Elementen stehen bleibt, die unmittelbar gegeben, also selbst Wahrnehmungsinhalte sind, dabei aber doch niemals unverbunden in der Wahrnehmung vorkommen.

Sollte noch ein Zweifel an der Berechtigung, ja Notwendigkeit dieses Verfahrens unmittelbarer Analyse der psychischen Vorgänge bestehen, so müßte dieser Zweifel schließlich vor der Tatsache schwinden, daß lange, bevor die Psychologie zu einer planmäßigen Anwendung desselben gelangte, diejenigen Naturwissenschaften, die zum Zweck der Untersuchung bestimmter objektiver Naturvorgänge einer vorausgehenden Analyse der entsprechenden unmittelbaren Wahrnehmungsinhalte bedürfen, sich überall einer solchen als eines vorbereitenden und sozusagen selbstverständlichen Verfahrens bedienten. So behandeln längst die physikalische und physiologische Optik Lichteindrücke, wie Grün, Rot, Weiß, Grau usw., ohne weiteres als für sich isolierbare Qualitäten, ohne sich dadurch stören zu lassen, daß diese Qualitäten nie anders als in bestimmten räumlichen und zeitlichen Verbindungen vorkommen. Auch hier abstrahiert

man von diesen, weil sie eben variabel sind, um die objektiven Vorgänge, die jenen Qualitäten entsprechen, ohne Rücksicht auf solche begleitende Bedingungen zu untersuchen. Ähnlich verfährt die Akustik mit den einfachen Tönen, usw. Wenn es nun die nächste Aufgabe der Psychologie ist, die unmittelbaren Erlebnisse unseres Bewußtseins zu analysieren, so hat sie demnach lediglich den Spuren zu folgen, auf denen ihr hier diejenigen Naturwissenschaften vorangingen, die sich mit gewissen Teilen dieser Erlebnisse auf ihrem Standpunkte einer Analyse der entsprechenden objektiven Naturvorgänge beschäftigen. Nur wird die Psychologie selbstverständlich bei einer solchen Zerlegung der unmittelbaren Wahrnehmungsinhalte in Elemente ihren Standpunkt der subjektiven Betrachtung zur Geltung bringen müssen. Dieser kann aber nur darin bestehen, daß sie die Elemente der Wahrnehmung, die für Physik und Physiologie nur Ausgangspunkte und Hilfsmittel zur Analyse der von dem empfindenden und wahrnehmenden Subjekt unabhängigen Naturvorgänge sind, um ihrer selbst willen und in den unmittelbaren Beziehungen, in denen sie sich in unserem Bewußtsein darbieten, der Untersuchung unterwirft, und daß sie dann weiterhin das nämliche Verfahren einer Wahrnehmungsanalyse, welches die Naturwissenschaft nur für diejenigen Bewußtseinsinhalte in Betracht zieht, die auf objektive Gegenstände und Vorgänge außerhalb unseres Bewußtseins bezogen werden, auch auf diejenigen Erlebnisse ausdehnt, denen diese Beziehung auf die Außendinge nicht zukommt, daher sie in der naturwissenschaftlichen Betrachtung verschwinden. Ihren spezifischen, sie von der naturwissenschaftlichen wesentlich unterscheidenden Charakter empfängt so die psychologische Analyse dadurch, daß erstens die Elemente, bei denen sie stehen bleibt, ganz und gar innerhalb der unmittelbaren Wahrnehmung liegen, daß sie also mit denjenigen Elementen identisch sind, die für die naturwissenschaftliche Analyse bloß die Ausgangspunkte einer von den subjektiven Phänomenen zu ihren objektiven Bedingungen fortschreitenden begrifflichen Analyse bilden; und daß sie zweitens diese Elementaranalyse der unmittelbaren Wahrnehmung, welche die Naturwissenschaft nur für solche Bestandteile der Erfahrung durchführt, denen eine objektive Bedeutung zukommt, auf die Gesamtheit unserer Erlebnisse ausdehnt.

2. Zusammengesetzte psychische Vorgänge.

Der nächste Schritt für die angemessene Durchführung dieser ersten, analytischen Aufgabe der Psychologie besteht naturgemäß darin, daß man sich vorläufig über die Hauptklassen zusammengesetzter psychischer Vorgänge Rechenschaft gibt. Hier bietet aber die Bevorzugung, welche

die Naturwissenschaft bestimmten unter unsern unmittelbaren Erlebnissen zuteil werden ließ, auch für die Psychologie einen Anhalt, um daran ihrerseits die nächste maßgebende Scheidung anzuknüpfen. Denn offenbar ist das Motiv, dem die Naturwissenschaft hierbei folgte, für die Beschaffenheit der psychischen Vorgänge selbst von entscheidender Bedeutung. Ob diese auf Gegenstände außerhalb unseres Bewußtseins oder auf ein subjektives Verhalten des Bewußtseins selber bezogen werden, dies ist, auch abgesehen davon, daß nur jene Beziehung auf äußere Objekte den betreffenden Tatsachen ein naturwissenschaftliches Interesse verleiht, von entscheidendem psychologischem Werte. Wir können daher unter diesem Gesichtspunkt die sämtlichen Inhalte des Bewußtseins in objektive und in subjektive sondern, wobei wir eben unter diesen Ausdrücken nichts anderes verstehen wollen, als daß die ersteren auf äußere, dem wahrnehmenden Subjekt gegebene Gegenstände, die letzteren aber unmittelbar auf den Zustand des Subjektes selbst bezogen werden. Beide Arten von Vorgängen, die wir in dem angegebenen Sinne als die objektiven und die subjektiven unterscheiden, sind uns aber, nach dem Prinzip, daß alles, was wir unmittelbar erleben, zusammengesetzt ist, natürlich nicht als elementare Vorgänge, sondern nur in mehr oder minder verwickelten Verbindungen gegeben, und diese durchgängige Verbindung und Verwicklung besteht insonderheit auch darin, daß die objektiven immer an subjektive und die subjektiven an objektive Bewußtseinsinhalte gebunden sind.

Im Hinblick auf diese in doppeltem Sinn zusammengesetzte Beschaffenheit aller wirklichen Bewußtseinsinhalte erscheint nun die Scheidung der zusammengesetzten Vorgänge selbst in bestimmte, durch ihr Verhältnis zum Subjekt einerseits und zu der dem Subjekt gegebenen Außenwelt anderseits gekennzeichnete Gruppen als eine notwendige Vorbedingung für die Feststellung der entsprechenden psychischen Elemente. Unsere deutsche Sprache besitzt zwei Wörter, die infolge der Bedeutungsentwicklung, die sie in unserm neueren Sprachgebrauch erfahren haben, die einzelnen Inhalte des Bewußtseins je nach dieser verschiedenen Beziehung auf äußere Gegenstände oder auf subjektive Zustände zutreffend ausdrücken: die Wörter Vorstellung und Gemütsbewegung.

a. Die Vorstellungen.

Vorstellung bedeutet dem unmittelbaren Wortsinne nach »was wir vor uns hinstellen«. Das Wort ist also vertrefflich geeignet, um jeden für sich abzusondernden Inhalt des Bewußtseins zu bezeichnen, der auf Gegenstände der Außenwelt, ihre Eigenschaften oder Zustände bezogen wird. Die Vorstellung in dieser allgemeinen Bedeutung kann demnach

ebensowohl einem wirklich vorhandenen und auf die Sinne einwirkenden Gegenstand, einer sogenannten Wahrnehmung, entsprechen, wie einem Vorgang, der bloß in einer Erinnerung an irgend eine früher vorhanden gewesene Wahrnehmung oder in einem aus verschiedenen Wahrnehmungsbestandteilen zusammengesetzten Phantasiebild besteht. Da das Wort Vorstellung in die philosophische Terminologie des 18. Jahrhunderts zunächst als eine Übersetzung von »idea«, in der diesem Wort in der englischen Philosophie angewiesenen empirischen Bedeutung, eingeführt wurde, so hat man es nicht selten auf den engeren Begriff der »Einbildungs-« oder »Phantasievorstellung« eingeschränkt und in diesem Sinne der »Wahrnehmung« oder »Empfindung« gegenübergestellt, die auf die Einwirkung eines direkt gegebenen äußeren Gegenstandes zurückgeführt wurden. Diese Unterscheidung hat sich zum Teil bis zum heutigen Tage erhalten. Es ist aber einleuchtend, daß sie den psychologischen Tatbestand mit einer erkenntnistheoretischen Reflexion vermengt, die für jenen vollkommen irrelevant ist, und sich außerdem deshalb als schädlich erweist, weil sie leicht die falsche Meinung erweckt, zwischen den direkt durch Sinneseindrücke erzeugten Vorstellungen, den sogenannten Wahrnehmungen, und den »reproduzierten Vorstellungen«, Erinnerungsbildern u. dergl., existierte ein unmittelbarer psychologischer Unterschied, ein Vorurteil, welches durch den Umstand, daß in vielen Fällen die Erinnerungsvorstellungen flüchtiger und von geringerer Stärke sind als die direkten Sinnesvorstellungen, einigermaßen unterstützt wird. Die Vergleichung der sogenannten Erinnerungs- und Phantasiebilder unter wechselnden Umständen lehrt aber, daß diese Unterschiede vollkommen fließend, und daß sie durchaus nicht konstant sind. Eine Halluzination, bei der gar kein äußeres Objekt existiert, kann ebensogut intensiv und qualitativ relativ beständig sein wie ein direkter Sinneseindruck; umgekehrt kann aber auch dieser so flüchtig und schwach sein, daß zwischen ihm und einem lebhaften Erinnerungsbild kein merklicher Unterschied bestehen dürfte. Und was endlich die Hauptsache ist: wenn wir der Vorstellung deshalb ihren Namen geben, weil sie etwas vor uns hingestelltes, eine Objektivierung von Bewußtseinsinhalten bedeutet, so ist diese Objektivierung bei den direkt erregten genau so wie bei den reproduzierten Vorstellungen vorhanden. Hiernach ist diese Verengerung des Begriffs auf die Erinnerungsbilder sowie überhaupt die ganze Unterscheidung der objektiven Bewußtseinsinhalte, je nachdem bei ihnen wirkliche Objekte unmittelbar gegenwärtig sind oder nicht, vom psychologischen Standpunkt aus verwerflich, weil sie ein Merkmal zum Unterscheidungsgrund macht, das selbst gar kein psychologisches, sondern ein logisches ist, und weil sie zur Annahme psychologischer Unterschiede verführt, die in Wirklich-

keit nicht existieren. So steht sie denn auch im engsten Zusammenhang mit jener Reflexionspsychologie, die, indem sie die psychischen Erlebnisse selbst hinter logischen Definitionen und Distinktionen verschwinden läßt, schließlich den, der sich ihr ergeben hat, zur psychologischen Beobachtung unfähig macht.

Demnach verstehen wir im folgenden unter Vorstellung jeden als ein relativ selbständiges Ganzes wahrgenommenen Bewußtseinsinhalt, der in dem oben angegebenen Sinne objektiviert wird, gleichgültig ob ihm ein wirkliches Objekt entspricht oder nicht. Wo es etwa wünschenswert sein sollte, das eine oder das andere hervorzuheben, da mögen die spezielleren Bezeichnungen »Sinnesvorstellungen« und »Erinnerungsvorstellungen« beibehalten werden. Je weniger sich aber zwischen beiden feste Unterschiedsmerkmale aufstellen lassen, um so weniger scheint es zweckmäßig, für sie andere unterscheidende Namen zu wählen als solche, die, wie die obigen, beide den gemeinsamen Begriff »Vorstellung« enthalten.

b. Die Gemütsbewegungen.

Bedarf auf diese Weise der Begriff der Vorstellung, um ihn psychologisch brauchbar zu machen, einer ihn über die verengernde Nebenbedeutung des bloß subjektiven Geschehens hinaushebenden Verallgemeinerung, so ist nun umgekehrt der Begriff der Gemütsbewegung in dem Sinne, in welchem wir ihn gegenwärtig für alle diejenigen Bewußtseinsinhalte gebrauchen, die auf rein subjektive Zustände und Vorgänge bezogen werden, aus einer allmählichen Verengerung der Bedeutung hervorgegangen, die das Wort »Gemüt« vornehmlich seit dem Ende des 18. Jahrhunderts nicht bloß in der Sprache der Wissenschaft, sondern auch in dem allgemeinen Sprachgebrauch erfahren hat. Während nämlich vor dieser Zeit das »Gemüt« bald mit dem Begriff der Seele bald mit dem des Bewußtseins zusammenfloß, wird in der heutigen Sprache das Wort ausschließlich für den Inbegriff solcher seelischer Regungen und Stimmungen angewandt, in denen sich die subjektive, von objektiven Bedingungen direkt nicht abhängige psychische Anlage ausspricht. In diesem Sinne pflegt also das Gemüt von der »Intelligenz« oder dem »Denken« und »Erkennen« oder auch dem »Vorstellen« unterschieden zu werden. Da nun aber das Wort Gemüt einen Kollektivbegriff ausdrückt, so kann es der Vorstellung, die nur einen einzelnen konkreten Inhalt des Bewußtseins bezeichnet, nicht direkt gegenübergestellt werden. Als ein hinsichtlich seines Umfangs derselben äquivalenter Begriff empfiehlt sich deshalb der der Gemütsbewegung, der ebenfalls einen einzelnen konkreten Inhalt bezeichnet, während er außerdem auf die gerade bei diesen sub-

jektiven psychischen Vorgängen besonders augenfällig hervortretende fließende und veränderliche Natur des Geschehens durch die Übertragung des Bewegungsbegriffs hinweist. Doch muß dabei bemerkt werden, daß in dieser allgemeinen Anwendung des Wortes »Gemütsbewegung« auf die subjektiven Bestandteile der seelischen Erlebnisse insofern wiederum eine Erweiterung des Begriffs liegt, als unter dem Einflusse der neueren Bedeutung des Wortes Gemüt auch jener Ausdruck nicht selten speziell im Sinne einer Verdeutschung des Terminus »Affekt« gebraucht wird. Nehmen wir das Wort in der allgemeineren Bedeutung, so umfaßt es natürlich neben den Affekten auch die dauernderen sogenannten Gemütsstimmungen sowie die Willensvorgänge. Da sich aber zwischen Stimmungen und Affekten eine sichere Grenze nicht ziehen läßt, und da sich die Willensvorgänge, wie wir sehen werden, durchaus als eine spezielle Form der Affekte betrachten lassen, so dürfte diese Verallgemeinerung um so mehr gerechtfertigt sein, als ein anderer geläufiger oder sonst zweckdienlicher Ausdruck für einen solchen der Vorstellung gegenüberzustellenden und sie ergänzenden Begriff bis jetzt nicht vorhanden ist.

Die Anwendung der Begriffe Vorstellung und Gemütsbewegung in dem Sinne, in dem dieselben oben zum Zweck der klaren Sonderung der psychischen Erlebnisse definiert wurden, ist zwar durch deren bisherige Bedeutungsgeschichte hinreichend vorbereitet, um sie als eine mit einer gewissen inneren Konsequenz sich ergebende Folge aus der Entwicklung der psychologischen Begriffe selbst und des Sprachgebrauchs betrachten zu dürfen. Dennoch ist diese Anwendung sogar in der Wissenschaft keineswegs zu so allgemeiner Anerkennung gelangt, wie es im Interesse der wechselseitigen Verständigung und in dem der klaren Unterscheidung wünschenswert wäre. Eben darum aber, weil in diesem Fall die Konfusion der Ausdrücke immer auch eine Konfusion der Begriffe und demnach entweder ein mangelhaftes psychologisches Verständnis oder eine schädliche Vermengung mit heterogenen, sei es logischen sei es metaphysischen Gesichtspunkten bedeutet, so sind diese terminologischen Fragen keineswegs gleichgültig. Vielmehr kann wohl gesagt werden, daß eine zweckentsprechende, dem rein empirischen Standpunkte der Psychologie und den Erfordernissen der exakten psychologischen Analyse Rechnung tragende Terminologie die unerläßliche Vorbedingung dieser Analyse selbst sei. Im Hinblick hierauf mögen darum hier noch einige Bemerkungen über die Geschichte jener psychologischen Hauptbegriffe und ihrer Bezeichnungen folgen. Es wird sich daraus ergeben, daß schon die Wortgeschichte zu der oben angegebenen Regulierung des wissenschaftlichen Sprachgebrauchs mit einer gewissen inneren Folgerichtigkeit geführt hat.

Das Wort Vorstellung ist verhältnismäßig noch jungen Ursprungs. Es scheint selbst in seiner ersten, dem konkreten Sinne seiner beiden Bestandteile vor und stellen anhaftenden Bedeutung nicht über die zweite Hälfte des 17. Jahrhunderts zurückzureichen. CHRISTIAN WOLFF führte dann das Wort zuerst in die psychologische Terminologie ein. Er bezeichnet es selbst als

eine Übersetzung von »idea«. Aber es muß ihm zum Ruhme nachgesagt werden, daß er sich im ganzen noch von der ausschließlichen Beschränkung auf die Erinnerungsvorstellungen fernhält, da er zwar die durch äußere Sinnesreize erregten Vorstellungen »Empfindungen« nennt, dabei aber doch ausdrücklich die Empfindungen ebenfalls mit zu den Vorstellungen rechnet[1]. Erst in der WOLFFschen Schule bildete sich, ohne Zweifel infolge des wachsenden Einflusses der englischen Assoziationspsychologie und ihrer Gegenüberstellung der »ideas« und der »impressions«, die Gewohnheit aus, das erstere Wort, die ideas oder Erinnerungsbilder, mit Vorstellungen, das letztere, die impressions oder Sinneseindrücke, mit Empfindungen zu übersetzen, eine Nachwirkung, unter der namentlich die Assoziationspsychologie auch in Deutschland heute noch steht, und durch die sie freilich zugleich für die noch immer in ihr herrschende Vermengung empirischer Selbstbeobachtung und logischer Reflexion ein deutliches Zeugnis ablegt. Denn es bedarf doch wahrlich nur einer mäßigen Selbstbesinnung auf den unmittelbar gegebenen Inhalt der Bewußtseinsvorgänge, um zu erkennen, daß die Reflexion, ob ein vorgestelltes äußeres Objekt wirklich existiere oder nicht, zur unmittelbaren psychologischen Erfahrung nicht gehört. Einen ganz andern Weg hat das Wort Gemüt, aus dem die Bezeichnung »Gemütsbewegungen« für die subjektiven Bewußtseinsinhalte abgeleitet ist, zurückgelegt. Es ist keine Neubildung, sondern ein aus altdeutscher Zeit überkommenes Sprachgut, das, an das Stammwort Mut sich anlehnend, zunächst das gesamte innere Wesen des Menschen und dann in der spezielleren Bedeutungsrichtung, die auch »Mut« erhalten hat, speziell die Temperaments- und Charaktereigenschaften bezeichnet[2]. In dem gleichen Sinne ist das Wort in den philosophischen Sprachgebrauch übergegangen, wo es das ganze 18. Jahrhundert hindurch, und so auch noch von KANT, im wesentlichen gleichbedeutend mit Seele oder Bewußtsein gebraucht wird[3]. Die durch die Assoziation mit Mut nahegelegte speziellere Beziehung auf die der Intelligenz, dem Vorstellen und Erkennen gegenüberstehenden subjektiveren Eigenschaften der Seele, wonach das Gemüt als der Sitz der Affekte, Leidenschaften und Stimmungen gefaßt und von dem Geiste unterschieden wird, kommt erst in der Sturm- und Drangperiode der deutschen Dichtung zur Geltung. Bei HERDER, GOETHE, dann bei den Romantikern wird diese engere Bedeutung des Wortes, die im Gegensatze zu dem im Denken und in der Sprache mehr nach außen tretenden Geiste das tiefere Innere der Seele ausdrückt, allmählich die vorherrschende. Unter den Philosophen ist es FICHTE, bei dem es in diesem neuen Sinne geradezu ein Lieblingsausdruck geworden ist[4]. Seitdem hat dann auch die Zusammensetzung »Gemütsbewegungen« als Übersetzung des Wortes »Affekte«,

[1] WOLFF, Vern. Gedanken von Gott, der Welt und der Seele des Menschen[6]. 1726, I, § 749, II, § 268.

[2] Vgl. R. HILDEBRANDTs Art. Gemüt in GRIMMs Wörterbuch, Bd. 4, 1, S. 3239 ff.

[3] Bei KANT ist demnach das Gemüt der allgemeinere Begriff im Verhältnis zum Geiste. Er nennt z. B. (Kritik der Urteilskraft, § 49) den Geist »in ästhetischer Bedeutung das belebende Prinzip im Gemüt«, und redet gelegentlich von den »Vorstellungen im Gemüt« usw.

[4] FICHTE, Sämtliche Werke, Bd. 7, S. 327. Die Vergleichung der germanischen mit den romanischen Völkern gipfelt hier in den Worten: »die letzteren (die Romanen) haben Geist; die ersteren (die Germanen) haben zum Geist auch noch Gemüt«. Siehe dazu und zu dem Folgenden meine Bemerkungen zur Terminologie der Gefühle und der Gemütsbewegungen, Philos. Stud. Bd. 6, 1891, S. 335 ff.

an Stelle der früher meist gebrauchten »Leidenschaften«, in der deutschen Psychologie um sich gegriffen, wozu überdies die Analogie mit dem französischen émotions, engl. emotions, beigetragen haben mag. Von hier aus liegt es nun aber, bei der zentralen Stellung, welche die Affekte inmitten der Gesamtheit der Betätigungen des sogenannten Gemütes einnehmen, offenbar nahe, von dieser engeren Bedeutung, für die sich das Fremdwort »Affekte« hinreichend eingebürgert hat, wieder zu der weiteren fortzuschreiten, die im Folgenden maßgebend sein soll: nämlich zu einem Gesamtbegriff für alle die zusammengesetzten Bewußtseinsinhalte, die wir der sogenannten Gemütsseite der Seele zurechnen. Hiernach bedienen wir uns des Wortes als eines Kollektivausdrucks für komplexe Gefühle, Stimmungen, Affekte und Willensvorgänge, für die es, obgleich sie sichtlich nicht weniger nahe als die verschiedenen Arten der Vorstellungen zusammenhängen, doch noch an einem gemeinsamen Ausdruck fehlt.

3. Psychische Elementarphänomene.

a. Die Begriffe Empfindung und Gefühl als Grundformen psychischer Elemente.

Führen wir die Bezeichnungen Vorstellungen und Gemütsbewegungen in dem angegebenen Sinne für die beiden Grundformen psychischer Erlebnisse ein, die, weil sie stets aneinander gebunden sind, als die einander ergänzenden Teilinhalte des Bewußtseins betrachtet werden können, so bieten sich nun auch für die psychischen Elemente, aus denen diese komplexen Vorgänge zusammengesetzt sind, Bezeichnungen, die sich vermöge der vorbereitenden Bedeutungsentwicklung der betreffenden Wörter als die diesem Zweck am meisten entsprechenden empfehlen: sie sind der Ausdruck Empfindungen für die Elemente der Vorstellungen, Gefühle für die Elemente der Gemütsbewegungen. Handelt es sich darum, bei den Empfindungen hervorzuheben, daß bei ihnen von den etwa begleitenden Gefühlen zu abstrahieren sei, so nennen wir sie auch reine Empfindungen. Soll bei den Gefühlen, gegenüber der nicht ganz zu vermeidenden Verwendung des gleichen Ausdrucks für gewisse Gefühlsverbindungen, die elementare Natur besonders betont werden, so sprechen wir von Gefühlselementen oder von einfachen Gefühlen. Daß auch diese Begriffe der Empfindung und des Gefühls eine Entwicklung zurückgelegt haben, die noch heute zum Teil in abweichenden Anwendungen derselben nachwirkt, ist schon oben (Einleitung S. 44) hervorgehoben worden. So kommt es vor, daß die Empfindung einerseits auf die durch äußere Sinnesreize entstehenden Empfindungen eingeschränkt, anderseits aber auf alle die zusammengesetzten Vorstellungen ausgedehnt wird, denen ein unmittelbar gegebenes äußeres Objekt gegenübersteht. Dazu tritt dann außerdem die im allgemeinen Sprachgebrauch und in der schönen

Literatur stehen gebliebene Verwendung des Wortes Empfindung im Sinne des oben definierten psychologischen Begriffs von Gefühl. Gegenüber dieser Vermengung bleiben hier für die psychologische Terminologie zwei Motive entscheidend: erstens der schon aus Anlaß des Begriffs der Vorstellung geltend gemachte Grund, daß die Erwägung, ob ein bestimmter psychischer Inhalt von einem wirklichen äußeren Objekt herrührt oder nicht, auf einer sekundären logischen Reflexion beruht; und zweitens das Bedürfnis, für die Elemente der Vorstellungen einen spezifischen Ausdruck zu besitzen und dabei denjenigen zu wählen, der durch seine bisherige Bedeutungsentwicklung hierzu am besten vorbereitet ist. Insbesondere hat die Physiologie in dieser Beziehung bereits vorgearbeitet. Denn sie ist längst gewohnt, einfache Sinneserregungen, wie grün, rot, weiß, warm, kalt usw., Empfindungen zu nennen und ihnen die Vorstellungen von Flächen, Körpern, zeitlichen Erscheinungen u. dgl. gegenüberzustellen. Zwar kommen gelegentlich auch Ausdrücke wie Raumempfindungen, Zeitempfindungen vor, aber im ganzen sind sie doch Ausnahmen, bei denen gewisse physiologische Hypothesen bereits eine merkliche Rolle spielen.

Hat so die Physiologie den Begriff der Empfindung in einer dem psychologischen Bedürfnis schon einigermaßen entgegenkommenden Weise entwickelt, so ist dies nun aber um so weniger bei dem zweiten Elementarbegriff, dem Gefühl, geschehen. Hier hat vielmehr der noch immer in der Physiologie viel gebrauchte Ausdruck »Gefühlssinn« für die Gesamtheit der Empfindungen der äußeren Haut, und die Übertragung des Ausdrucks auf alle die Empfindungen, die nicht an die speziellen Sinneswerkzeuge gebunden sind, in Ausdrücken wie Schmerzgefühle, Muskelgefühle u. dgl., eine Konfusion der Begriffe herbeigeführt, die in diesem Fall in der Physiologie beinahe noch schlimmer ist als im Sprachgebrauch des gewöhnlichen Lebens. Die Ursache dieses Übelstandes liegt wohl hauptsächlich darin, daß der Physiologie ihrer ganzen Aufgabe gemäß eine Analyse der Gefühle im psychologischen Sinne ferne liegt, während sie sich mit den Empfindungen, als den wichtigsten Symptomen der Funktionen der Sinnesorgane, eingehend beschäftigt. Daraus ist in ihr die ziemlich verbreitete Ansicht hervorgegangen, Gefühl und Empfindung seien im wesentlichen identische Dinge, und insonderheit die Gefühle seien einschließlich der ihnen anhaftenden besonderen Eigenschaften spezifische Empfindungen des allgemeinen Tastorgans und der funktionell mit demselben nahe zusammenhängenden inneren Körperorgane, wie der Gelenke, Muskeln usw. Indem man diese Körperempfindungen, samt dem Hunger, dem Durst, den Schmerzempfindungen, zusammen auch als »Gemeingefühle« bezeichnete, fixierte sich besonders in diesem Ausdruck der Begriff des Gefühls als einer spezifischen Sinnesqualität. Ihre empirische

Grundlage fand aber diese Voraussetzung darin, daß tatsächlich an die Haut- und Organempfindungen besonders lebhafte Lust- und Unlustgefühle gebunden zu sein pflegen. Gleichwohl ist diese ganze Auffassung offenbar psychologisch unzulässig, weil sie erstens die bei den Haut- und den sogenannten Gemeinempfindungen nicht weniger als bei den andern Sinneserregungen sich aufdrängende Unterscheidung eines objektiven, auf irgend einen außerhalb des Bewußtseins gegebenen Tatbestand bezogenen, und eines subjektiven, den eigenen Zustand des empfindenden Subjektes enthaltenden Faktors vermissen läßt, also auf einer mangelhaften empirischen Analyse beruht, und weil sie zweitens über die nahen Beziehungen der verschiedenen Gefühlsformen untereinander und mit den zusammengesetzten Gemütsbewegungen gar keine Rechenschaft gibt. Die schädlichen Folgen dieser Vermengung der Begriffe verraten sich denn auch in den vagen, meist mit allerlei willkürlichen Hypothesen untermischten Vorstellungen, die sich in dem Kapitel über das Gemeingefühl und in den physiologischen Erörterungen über die Gefühle überhaupt vorzufinden pflegen. Um dieser Vermengung von Empfindung und Gefühl nach Möglichkeit zu steuern, wollen wir daher im folgenden grundsätzlich das Wort »Gefühlssinn« vermeiden und uns statt desselben des solchen Mißverständnissen nicht ausgesetzten Wortes »Tastsinn« bedienen. Wo sich der Ausdruck »Gemeingefühl« als nützlich erweist, da sollen aber unter ihm stets nur wirkliche Gefühle in dem oben definierten psychologischen Sinne verstanden werden, wogegen wir die entsprechenden begleitenden Elemente der etwa mit solchen Gemeingefühlen verbundenen Vorstellungen entweder als »innere Tastempfindungen«, wenn auf die qualitative Verwandtschaft mit den Tastempfindungen der äußeren Haut hingewiesen werden soll, oder aber als »Gemeinempfindungen« bezeichnen werden, wenn die Beziehung zu dem Gemeingefühl in Frage kommt.

b. Allgemeine Unterschiede der Empfindungen und Gefühle.

Indem wir in diesem Abschnitt die beiden genannten Elemente des Seelenlebens, die Empfindungen und die einfachen Gefühle, in dem oben festgestellten Sinne in ihren Beziehungen zueinander und in ihren sie unterscheidenden Eigenschaften untersuchen, bildet nun die Betrachtung der Empfindungen den naturgemäßen Ausgangspunkt, nicht bloß deshalb, weil die Entstehungsbedingungen und allgemeinen Verhältnisse derselben deutlicher erkennbar und der Analyse zugänglicher sind, sondern auch weil sie vermöge ihrer psychologischen Eigenschaften ohne Schwierigkeit unabhängig von den begleitenden Gefühlen erforscht werden können, während bei diesen eine analoge Abstraktion von den Empfindungen undurchführbar sein würde. Denn zur willkürlichen Erzeugung bestimmter

Gefühle, wie eine solche bei der experimentellen Analyse derselben stattfinden muß, ist stets die Einwirkung irgendwelcher Empfindungsreize erforderlich. Auch verrät sich der Vorzug, der in dieser Beziehung den Empfindungen für die äußere Ordnung der Untersuchungen zukommt, schon darin, daß die physischen Bedingungen derselben zu einem wichtigen Teil in der Organisation der äußeren Sinneswerkzeuge verhältnismäßig klar vor Augen liegen, wogegen die physischen Begleiterscheinungen der Gefühle wesentlich zentraler Natur sind und in Anbetracht ihrer verwickelten Beziehungen auf die schwierigsten Probleme der zentralen Nervenphysiologie zurückführen. Vor allem aber zeigen die Empfindungen in ihren psychischen Eigenschaften ein wesentlich einfacheres Verhalten, da wir bei allen Empfindungen, so verschieden sie als konkrete Bewußtseinsinhalte sein mögen, lediglich Intensität und Qualität als ihre beiden unveräußerlich zusammengehörigen allgemeinen Eigenschaften unterscheiden können, indes den Gefühlen neben den intensiven und qualitativen Unterschieden zwei weitere Eigentümlichkeiten gegenüber den Empfindungen zukommen: das ist erstens die allen Gefühlen eigene Bewegung in Gegensätzen, die sich in den gegensätzlichen Bezeichnungen ihrer Grundformen, wie Lust und Unlust, Erregung und Depression u. dergl., verrät; und zweitens die allgemeine Verwandtschaft der auf völlig abweichende objektive Empfindungsinhalte bezogenen Gefühle. Ein Ton, eine Farbe, eine Wärme- oder Kälteempfindung usw. sind ihrem objektiven Empfindungsinhalte nach unvergleichbar. Aber die subjektiven Gefühle, die sie begleiten, können einander verwandt oder entgegengesetzt sein, so daß nun auch die an sich disparaten Empfindungen durch diese begleitenden Gefühle in Beziehungen zu einander treten. Solche Beziehungen finden einerseits in Ausdrücken, wie »kalte und warme Farben«, »scharfe und helle Töne« usw., anderseits in der Tatsache ihren Ausdruck, daß die reinen Gefühlsbezeichnungen, soweit sie sich in der Sprache ausgebildet haben, von den Benennungen der besonderen Empfindungsqualitäten völlig unabhängig gebraucht werden. So können alle möglichen Sinneseindrücke Lust oder Unlust erwecken oder erregend, deprimierend auf uns wirken. Darum sind es vor allem die Gefühlsfaktoren unserer psychischen Erlebnisse, aus denen offenbar die mannigfachen Beziehungen und Verbindungen dieser Erlebnisse entspringen. Aber da diese Beziehungen doch ihrerseits die ganze Mannigfaltigkeit der Empfindungsinhalte des Bewußtseins voraussetzen, so bildet auch in dieser Hinsicht die Analyse der Empfindungen die Grundlage für die bereits mehr die synthetische Untersuchung der Bewußtseinsvorgänge vorbereitende Analyse der Gefühle.

Hiernach ist den folgenden Betrachtungen ihr Weg vorgezeichnet.

Wir gehen aus von den physischen Bedingungen der Empfindung. Daran schließt sich die Untersuchung einer allgemeinen Eigenschaft, die wegen ihres übereinstimmenden Verhaltens die Beziehungen der verschiedenen Empfindungen zu einander sowie zu den Gefühlen am klarsten zum Ausdruck bringt, der Intensität der Empfindung. Dem folgt sodann als eine weitere Eigenschaft, in der im Gegensatze hierzu die konkrete Mannigfaltigkeit der Empfindungen wurzelt, die Qualität der Empfindung. Und hierauf endlich wird das Schlußkapitel dieses Abschnitts die Betrachtung der Gefühlselemente folgen lassen, als derjenigen Bewußtseinsinhalte, in denen sich jene Mannigfaltigkeit subjektiv wieder nach gewissen Hauptrichtungen ordnet. Auf diese Weise führt uns unser Weg gewissermaßen von außen nach innen: von den physischen Substraten der Empfindungen zu diesen selbst als den objektiven, und endlich von ihnen zu den Gefühlen als den subjektiven Elementen des Seelenlebens.

Während sich die Begriffe der Vorstellung und der Gemütsbewegung, wie wir oben gesehen haben, von unabhängigen Ausgangspunkten aus zu den Bedeutungen entwickelten, die ihnen die heutige Psychologie anweist, verhält es sich wesentlich anders mit den beiden Elementarbegriffen Empfindung und Gefühl. Beide sind verhältnismäßig junge Bildungen, und sie sind, das Gefühl als Ableitung aus dem Verbum »fühlen«, die Empfindung als eine solche aus »finden«, für das was man »in sich findet«, erst im Lauf des 17. Jahrhunderts in Aufnahme gekommen. Dabei sind zugleich beide Wörter ursprünglich Synonyma verschiedener deutscher Dialekte für denselben Begriff. Was der Mittel- und Niederdeutsche Gefühl nannte. bezeichnete der Oberdeutsche als Empfindung. Als dann das Neuhochdeutsche beide Wörter rezipierte, mag der Umstand, daß man sich bei der Empfindung noch der eigentlichen Bedeutung des »insichfindens« erinnerte, während das Verbum fühlen umgekehrt auf das äußere Fühlen oder Tasten mit der Hand bezogen wurde, die Ursache gewesen sein, daß sich in der neuhochdeutschen Schriftsprache beide Bedeutungen zunächst in dem Sinne differenzierten, daß die Empfindung einen mehr innerlichen, geistigeren, das Gefühl einen sinnlicheren, von äußeren Bedingungen abhängigen Seelenzustand bezeichnete[1]. Doch wirkte dem seit dem Anfang des 18. Jahrhunderts einigermaßen der Umstand entgegen, daß seit Chr. Wolff das Wort Empfindung auch als Übersetzung des lat. sensus, sensatio, also, im Gegensatze zu jener geistigeren Auffassung, vielmehr umgekehrt zur Bezeichnung der durch die Einwirkungen äußerer Reize auf die Sinnesorgane erzeugten Bewußtseinsvorgänge, also im Sinne der »impressions« der englischen Assoziationspsychologie, verwendet wurde, — woraus nicht nur in der auf Wolff folgenden Generation die oben (S. 408) erwähnte Gegenüberstellung der Empfindungen und der Vorstellungen hervorging, sondern

[1] Vgl. die Art. Empfindung und Gefühl in Grimms Wörterbuch, Bd. 3, S. 43. Bd. 4. I, S. 2167 ff. R. Hildebrandt meint im letzteren Art., die Empfindung könne zu ihrer geistigeren Bedeutung möglicherweise auch dadurch gelangt sein, daß man in Mittel- und Niederdeutschland das aus dem Oberdeutschen eingeführte, also fremdere Wort gewissermaßen als das vornehmere empfand.

schon bei WOLFF die heutige Unterscheidung der Empfindungen und Gefühle sich vorbereitete[1]. Entscheidend hat dann unter den aus WOLFFS Schule hervorgegangenen Psychologen des 18. Jahrhunderts J. N. TETENS gewirkt, indem er zu dem Erkenntnis- und Begehrungsvermögen WOLFFS das Gefühlsvermögen hinzufügte[2]. Von ihm aus ist dieser Begriff zugleich mit dem der Lust- und Unlustgefühle auf KANT[3] und auf die ganze spätere Entwicklung der Psychologie übergegangen, so daß dieser neue, subjektive Begriff zugleich mit der Beschränkung der Grundformen der Gefühle auf Lust und Unlust, d. h. mit der Auffassung, die wir heute kurz als die »Lust-Unlusttheorie« bezeichnen, Wurzel faßte. Doch treten daneben frühe schon gelegentlich Versuche hervor, den Begriff Gefühl in der ihm durch diese Entwicklung gegebenen Richtung in dem Sinne zu erweitern, daß er die Gesamtheit der subjektiven, nicht auf Objekte bezogenen Zustände des Bewußtseins umfaßt[4]. Auf diese psychologischen Versuche einer Weiterbildung und Vertiefung des Begriffs ist dann wohl die Entwicklung, die derselbe indessen in der allgemeinen Literatur und in der Philosophie erfahren hatte, nicht ohne Einfluß gewesen. Hier hatte sich nämlich während der Sturm- und Drangperiode und ihrer Nachwirkungen in der Romantik ein ähnlicher Umschwung vollzogen, wie er bei dem verwandten Begriff des Gemüts eingetreten war. Offenbar ging aber in diesem Fall der Bedeutungswandel zunächst von der Beziehung des Gefühls auf den allgemeinen Sinn, den Tast- oder, wie er damals allgemein genannt wurde, den »Gefühlssinn«, aus, während ihm zugleich die höhere Wertung, die in der Literatur von Sturm und Drang die sinnliche Natur des Menschen erfuhr, begünstigend entgegenkam. Es trat so eine völlige Umkehrung der seitherigen Begriffswerte ein, indem der Begriff des Gefühls im Kontrast zu dem der Empfindung immer mehr vertieft wurde. Neben HERDER und GOETHE, der auch hier unter dem Einflusse HERDERS steht, sind es namentlich die Vertreter der »Glaubens- und Gefühlsphilosophie«, ein HAMANN und FR. H. JACOBI, die dieser neuen Wertung des Wortes zum Durchbruch verhelfen[5] und von denen aus sie dann auf die nachkantische Philosophie übergeht, wo insbesondere FICHTE das Gefühl als das Ursprünglichere, das die eigenste Natur des Menschen ausmache, die Empfindung als ein Sekundäres, mehr äußerliches bezeichnet[6]. Indem nun aber daneben die Ausdrücke fühlen für tasten, Gefühlssinn für Tastsinn, Gemeingefühl für Körperempfindungen erhalten blieben und sich zum Teil sogar noch mehr befestigten, während nicht minder die Gegenüberstellung von Empfindung und Vorstellung im Sinne von Sinneseindrücken und Erinne-

---

[1] WOLFF, Vern. Gedanken von Gott, der Welt usw. I, § 225: »In den Empfindungen können wir nichts nach unserem Gefallen ändern, sondern wir müssen sie annehmen, wie sie kommen. Ein Ton mag mir angenehm oder beschwerlich sein, so bleibt er wie er ist.«

[2] JOH. NIC. TETENS, Philosophische Versuche über die menschliche Natur, 1776—77. Über TETENS Stellung in der Psychologie vgl. MAX DESSOIR, Geschichte der neueren deutschen Psychologie[2], Bd. 1, 1901, S. 333 ff.

[3] KANT, Anthropologie, 2. Buch: »vom Gefühl der Lust und Unlust«.

[4] Vgl. z. B. ED. BENEKE, Psychologische Skizzen, Bd. 1, 1825, S. 3 ff. Lehrbuch der Psychol., 7. Kap., 1833.

[5] Für die Rückwirkung auf die Psychologie ist es wohl bezeichnend, daß BENEKE den ersten, die Gefühle behandelnden Teil seiner »Psychologischen Skizzen« den Manen FR. H. JACOBIS gewidmet hat.

[6] FICHTE, Werke, Bd. 1, S. 289, 339 u. a.: »Nur das fremdartige wird gefunden (empfunden); das ursprüngliche (als Gefühl) im Ich gesetzte ist immer da.«

rungsbildern fortwirkte, wurde durch diese ganze Entwicklung der Begriffe jene beispiellose Verwirrung der Terminologie erzeugt, unter der wir teilweise noch heute leiden. Auf der einen Seite verstand man und versteht man nicht selten noch gegenwärtig unter dem Gefühl eine spezielle Art von Empfindungen, nämlich eben die Tast- und die ihnen verwandten Organempfindungen; auf der andern Seite bringt man die Gefühle als die innerlichsten, subjektivsten Zustände in einen Gegensatz zu den von äußeren Reizen herrührenden Empfindungen. Diese aber werden bald den Vorstellungen bald den Gefühlen gegenübergestellt, und letzteres wieder in entgegengesetztem Sinne: entweder als ein mehr objektiver, äußerlicher oder umgekehrt als ein subjektiver, mehr geistiger Bewußtseinsinhalt. Daß die Psychologie auf ihrem Gebiet dieser Verwilderung des Sprachgebrauchs steuern muß, ist einleuchtend. Auch hat hier unverkennbar schon HERBART vorgearbeitet, so wenig auch die Motive seiner Terminologie und manche seiner Begriffsbestimmungen heute noch gelten können. Diese Motive waren bei ihm wesentlich metaphysischer Art. Da die Seele als ein absolut selbständiges Wesen nur ihre eigenen inneren Zustände empfinden soll, so verschwindet bei ihm notwendig das Merkmal der Verursachung durch einen äußeren Eindruck; und da die Seele ein einfaches Wesen sein soll, so liegt es nahe, auch die Empfindung als einfache qualitative Bestimmtheit derselben zu fassen. Freilich greift dann aber diese Tendenz der metaphysischen Verinnerlichung auch auf den Begriff der Vorstellung über, die HERBART wohl vermöge ihres Zusammenhangs aus dem von der Assoziationsphilosophie geprägten vieldeutigen Begriff der »Idee« besonders geeignet fand, um den Fundamentalbegriff auch seiner Psychologie abzugeben. So wird ihm denn die Vorstellung zu dem letzten eigentlichen Gegenstand psychologischer Betrachtung, der für diese sozusagen die der Metaphysik zugehörige Seele ablöste. Metaphysisch ist ihm die Vorstellung eine Selbsterhaltung der Seele gegen äußere Störungen; psychologisch ist sie der letzte, nicht mehr weiter zurück zu verfolgende Inhalt der Seele selbst. Demnach werden nun »einfache Vorstellung« und »Empfindung« für HERBART synonyme Begriffe. Die Gefühle aber wandeln sich, gleich den Begehrungen und andern Bestandteilen der alten Vermögenspsychologie, in Prozesse um, die aus der Wechselwirkung der Vorstellungen hervorgehen und demnach ebenfalls rein innere, subjektive Zustände der Seele sind[1]. Daß diese metaphysische Umdeutung der Begriffe an sich zur Klärung derselben beigetragen habe, läßt sich kaum behaupten. Wurde doch hier die Vorstellung in dem eigentümlichen Grenzbegriff der »einfachen Vorstellung« ihres charakteristischen Merkmals, als ein dem Subjekt gegenübergestelltes Objekt gedacht zu werden, überhaupt verlustig. Nicht minder wurde das Gefühl seiner unmittelbar gegebenen empirischen Eigenschaften beraubt und wiederum der metaphysischen Theorie zu Liebe in eine der Erfahrung direkt widersprechende Stellung zu der Empfindung gebracht, indem es als ein Verhältnis zwischen Vorstellungen gedeutet wurde. So sehr aber auch HERBART die Grundbegriffe der Psychologie metaphysisch verflüchtigte, so blieb es doch ein Gewinn, daß man sich nun daran gewöhnte, die alten Begriffe der Vorstellung, der Empfindung, des Gefühls von den außerhalb des psychologischen Beobachtungsfeldes liegenden Elementen logi-

[1] HERBART, Werke, herausgeg. von HARTENSTEIN, Bd. 5, S. 53 ff., 500 ff.; Bd. 6, S. 68 ff. VOLKMANN, Lehrbuch der Psychologie[2], Bd. 1, 1875, S. 213 ff.

scher Reflexion über ihre Ursachen oder Wirkungen zu befreien, die Frage also, ob die Empfindung durch einen äußeren Reiz bedingt, ob die Vorstellung ein bloßes Erinnerungsbild sei oder nicht, ob das Gefühl einen dem Körper oder der Seele nützlichen oder schädlichen Zustand anzeige u. dgl., als Momente anzusehen, welche die Psychologie an sich nichts angehen.

Vielfach noch schwankender als in Deutschland ist die psychologische Terminologie der Fundamentalbegriffe in der französischen und der englisch-amerikanischen Literatur. Im ganzen aber sucht man in der französischen Psychologie die Ausdrücke sensation für Empfindung, sentiment für Gefühl, émotion für Gemütsbewegung (auch vie affective im Sinne von Gemüt), idée für Vorstellung, und in der englischen die zum Teil übereinstimmenden sensation, feeling, emotion (auch affective process, affective state = Stimmung), idea allmählich in analoger Weise wie die entsprechenden deutschen Wörter von Nebenbedeutungen, die außerhalb des Gesichtskreises der Psychologie selbst liegen, zu befreien. Doch ist dabei namentlich das Wort idée, idea wegen seiner mannigfachen Verwendung (für Begriff, Gedanke usw.) der Mißdeutung ausgesetzt[1].

Wie die Anwendung der beiden Elementarbegriffe Empfindung und Gefühl, sowie der andern Vorstellung und Gemütsbewegung für die entsprechenden zusammengesetzten Prozesse, in der Psychologie noch nicht überall durchgedrungen ist, so begegnet übrigens auch die dieser Terminologie zugrunde liegende Auffassung des Seelenlebens als eines Zusammenhangs von Prozessen, der sich in reine Empfindungen und einfache Gefühle als seine Elemente zerlegen lasse. noch gelegentlich dem Widerspruch. Man bezeichnet es als einen wesentlichen Charakterzug des psychischen Lebens, daß es ein ungemein zusammengesetztes, dabei aber unteilbares und fortwährend sich veränderndes Ganzes sei, ein »Strom von Gedanken«, der keiner Analyse stille halte, und der, wenn eine solche Analyse trotzdem versucht werden sollte, eben dadurch in seiner Eigenart zerstört werde[2]. Derselbe Gedanke in anderer, abstrakterer Wendung wird dann auch wohl in der Form vorgetragen, daß das »Bewußtsein« eine unteilbare Einheit sei, zu der jeder einzelne psychische Vorgang nur eine besondere Bestimmung enthalte, weshalb nun aber auch eine solche Bestimmung isoliert betrachtet gar keine Wirklichkeit habe, sondern lediglich Produkt einer Abstraktion von dem sei, was allein den eigentlichen Inhalt der Psychologie

---

[1] Zur französischen Terminologie vgl. RIBOT, Psychologie des sentiments, 1896. BOURDON, L'expression des émotions et des tendances, 1893. SAVESCU, Die Gefühlslehre in der neuesten französischen Psychologie. Diss. Leipzig, 1900. Zur englischen Terminologie E. B. TITCHENER, Amer. Journal of Psychology, Vol. 7, 1895, p. 78. CH. H. JUDD, Outlines of Psychology by W. WUNDT, 1897, Glossary.

[2] W. DILTHEY, Ideen über eine beschreibende und zergliedernde Psychologie. Sitzungsberichte der Berliner Akademie, 1894, Nr. LIII, S. 73. W. JAMES, Psychology, Vol. 1, 1890, p. 224 ff. Freilich läßt sich der letzte Autor dadurch von einer Zerlegung jenes »stream of thought« in seine Bestandteile nicht abhalten, wie denn ja überhaupt kaum einzusehen ist, wie eine psychologische Untersuchung, mag sie auch noch so sehr rein deskriptiv verfahren, ohne irgend welche Analyse auskommen wollte. Immerhin hat die Opposition gegen die analytische Methode bei JAMES den Erfolg, daß er von dem bei der Befolgung dieser Methode geforderten Prinzip, in der Analyse der Tatsachen bis zu den letzten, nicht weiter zerlegbaren Elementen fortzuschreiten, keinen Gebrauch macht, sondern willkürlich die Grenzen bestimmt, die er in der Zerlegung des Zusammengesetzten einzuhalten wünscht.

ausmache, von dem Bewußtsein selbst[1]. Nun kann gewiß nicht bestritten werden, daß das seelische Leben, wie das auch oben betont wurde, ein zusammengesetztes und fortwährend fließendes, in keinem Moment unserer Betrachtung stille haltendes Geschehen ist. Daraus ist aber in Wahrheit nur zu schließen, daß eine Analyse dieses zusammengesetzten Geschehens in seine einzelnen nach zeitlichen und sonstigen Bedingungen zu sondernden Elemente um so dringender gefordert wird. Denn es gibt überhaupt keinen andern Weg zur Erkenntnis des Zusammengesetzten als seine Analyse, und keine andere Methode zur genaueren Verfolgung stetig veränderlicher Vorgänge als eben die, daß man zunächst von dem Fluß des Geschehens abstrahiert, um vor allen Dingen die einzelnen Momente, aus denen er sich zusammensetzt, für sich kennen zu lernen. Naturgemäß kann aber der synthetische Teil der psychologischen Aufgaben, das Problem, nach welchen Gesetzen sich die komplexen Vorgänge bilden und verändern, überhaupt erst gelöst werden, wenn jene analytische Untersuchung erledigt ist. Mit demselben Rechte, mit dem man die psychologische Analyse verwirft, könnte man also die analytische Mechanik angreifen, weil sie die wirkliche Bewegung eines Körpers in Komponenten zerlegt, obgleich nach den Raumkoordinaten, nach denen diese Komponenten geordnet werden, gar keine wirklichen Bewegungen stattfinden; oder man könnte den Physiker tadeln, weil er es unternimmt, für jeden einzelnen Punkt eines fallenden Körpers die Geschwindigkeit zu ermitteln, da doch diese Geschwindigkeit schon im nächsten Augenblick eine andere geworden ist. Setzen sich demnach jene Einwände mit den einfachsten Grundsätzen wissenschaftlicher Methodik in Widerspruch, so ist nicht minder die weitere meist mit dieser Bekämpfung der psychologischen Analyse verbundene Behauptung hinfällig, die letztere »atomisiere« das Seelenleben, sie setze an die Stelle der wirklichen Tatsachen Fiktionen, die ebenso bestreitbar seien, wie die Atome der Physiker; und wie sich sehr wohl eine Physik ohne diese hypothetischen Elemente denken lasse, so müsse daher auch eine Psychologie ohne jenen Rückgang auf einfache Empfindungen und Gefühle möglich sein. Denn diese Behauptung beruht auf einer Verwechslung der empirischen Elementarbegriffe, mit denen es die Psychologie überhaupt vermöge der Natur ihrer Aufgaben allein zu tun hat, mit den metaphysischen Elementarbegriffen, die in die Hypothesen über das Wesen der Materie eingehen. Was sich mit dem Atombegriff auf psychologischer Seite wirklich in Analogie bringen ließe, das ist die transzendente metaphysische Seelensubstanz, zu der sich gerade die Gegner der sogenannten »psychologischen Atomistik« nicht selten bekennen. Mit dieser Seelensubstanz oder mit ähnlichen metaphysischen Begriffen hat es aber die psychologische Analyse nicht im mindesten zu tun. Wenn überhaupt etwas auf naturwissenschaftlicher Seite den psychischen Elementen analog genannt werden kann, so sind dies daher nicht die Atome, sondern etwa in der Physik die Komponenten oder die momentanen Geschwindigkeiten oder Beschleunigungen einer Bewegung, in der Physiologie die einfachen Sinnesempfindungen wie der einfache Ton, die einfache Farbe usw., wobei zugleich die letztere Analogie hier um so näher liegt, weil diese Elementarbegriffe in der Tat der Physiologie und der Psychologie gemeinsam angehören, nur daß sie von beiden unter verschiedenen Gesichtspunkten betrachtet werden: von der Physiologie

[1] J. Rehmke, Allgemeine Psychologie, 1904, S. 144 ff.

als Symptome bestimmter physischer Sinnesvorgänge, von der Psychologie als unmittelbare, aber nicht weiter zerlegbare Bestandteile der erlebten Wirklichkeit. Die Behauptung endlich, daß eine Empfindung oder ein Gefühl nur als »Bestimmtheit des Bewußtseins« Gegenstand der Psychologie sei, hat nur dann eine Berechtigung, wenn damit gemeint ist, die unmittelbare subjektive Natur dieser Bewußtseinsinhalte, nicht was wir etwa als ihre objektiven, außerhalb des Bewußtseins liegenden Bedingungen voraussetzen mögen, sei der eigentliche Gegenstand der psychologischen Betrachtung. Dagegen hat jene Behauptung ganz und gar keine Berechtigung, wenn damit gemeint sein sollte, das Bewußtsein und sein Inhalt seien verschiedene Bestandteile der von uns erlebten Wirklichkeit, und nicht vielmehr das erstere nur ein zusammenfassender Begriff für diese Wirklichkeit selbst. Sobald die Psychologie das Bewußtsein zu einem selbständigen Inhalt der inneren Erfahrung erhebt, so löst sie daher die Wirklichkeit in Reflexionsbegriffe auf, woraus sich dann als weitere Konsequenz zu ergeben pflegt, daß die psychologische Aufgabe überhaupt nicht in der Feststellung von empirischen Tatsachen und ihren Beziehungen zu einander, sondern in der Definition von Begriffen und Wörtern gesehen wird[1].

Neben der Ansicht, der Begriff psychischer Elemente sei überhaupt unzulässig, findet sich schließlich in der neueren Psychologie wohl häufiger noch eine andere vertreten, welche allein die Empfindungen, nicht aber die Gefühle als Elemente anerkennt. Auf der einen Seite stützt sich diese Auffassung auf den Intellektualismus HERBARTS mit seinen einfachen Vorstellungen oder Empfindungen. Auf der andern Seite ist sie von der Sinnesphysiologie beeinflußt, die eine begreifliche Neigung besitzt, alle möglichen seelischen Vorgänge einseitig nach dem Muster der von ihr allein näher untersuchten Sinneswahrnehmungen zu deuten und sie demnach in Empfindungen oder deren Erinnerungsbilder zu zerlegen. Unterstützend wirkt dabei noch die in der Physiologie nun einmal eingerissene Vermengung der Begriffe Empfindung und Gefühl. Demnach erheben die Psychologen, die von diesen beiden Seiten her ihre Anregungen empfangen, zwar im allgemeinen energisch die Forderung psychologischer Analyse. Aber sie verbinden diese Forderung zugleich mit der andern, daß es nur eine Art psychologischer Elemente gebe, nämlich eben die ursprünglich stets aus der Reizung bestimmter sensibler Nerven oder ihrer peripheren Endigungen entstehenden Empfindungen. Teils wird diese Forderung ausdrücklich als ein Dogma, von dem die Psychologie auszugehen habe, teils aber auch als ein Ergebnis unmittelbarer Selbstbeobachtung bezeichnet[2]. Die Stellung, die man dabei den Gefühlen gibt, ist übrigens keine ganz eindeutige. Zuweilen werden sie als eine besondere Nebenqualität, als der sogenannte »Gefühlston« gewisser Empfindungen, namentlich der Organempfindungen, angesehen. Die konsequentere Auffassung erklärt sie jedoch selbst für Empfindungen gewisser innerer Organe, namentlich auch der Muskeln. Näher auf diese Hypothesen kann erst bei der Betrachtung der Gefühlsele-

---

[1] Vgl. hierzu speciell mit Rücksicht auf den Begriff des Bewußtseins Abschn. V.

[2] TH. ZIEHEN, Physiologische Psychologie[5], S. 22. MÜNSTERBERG, Die Willenshandlung, 1888, S. 62. Über Aufgaben und Methoden der Psychologie. Schriften der Ges. für psych. Forschung, Bd. 1, S. 133, 164. Vgl. dazu meine Abhandlungen: Über psychische Kausalität, Philos. Stud., Bd. 10, S. 1 ff., und: Zur Lehre von den Gemütsbewegungen ebend. Bd. 6, S. 335 ff.

mente des Bewußtseins eingegangen werden[1]. Hier sei, um das Recht der an die Spitze dieses Kapitels gestellten Unterscheidung zweier psychischer Elemente, der Empfindungen und der Gefühle, vorläufig zu begründen, nur hervorgehoben, daß weder jenem als selbstverständlich hingestellten Dogma von der Gleichartigkeit der psychischen Elemente irgend eine überzeugende Kraft beiwohnt, noch auch die Behauptung, in der Selbstbeobachtung seien nur Empfindungen bestimmter Organe als die Elemente des Seelenlebens anzutreffen, durch die unbefangene Auffassung der Bewußtseinsvorgänge bestätigt wird, noch weniger also sich, wie das zu geschehen pflegt, vor jeder eingehenderen Untersuchung der Deutung der Tatsachen zugrunde legen läßt. Wohl aber hat der Satz von der Zerlegbarkeit aller Bewußtseinsinhalte in Vorstellungen und dieser wieder in Empfindungen deshalb von vornherein eine sehr geringe Wahrscheinlichkeit für sich, weil sich das vorstellende Subjekt im allgemeinen von seinen auf Objekte bezogenen Vorstellungen unterscheidet, so daß die Annahme verschiedenartiger Elemente, die dieser unser gesamtes Seelenleben durchziehenden Beziehung der Objekte auf ein Subjekt zugrunde liegen, an sich näher liegen dürfte. Noch bedenklicher steht es endlich mit der empirischen Begründung jener Behauptung. Hier vermag die Einheitshypothese weder von der Tatsache, daß Gefühle von höchst gleichartiger Beschaffenheit mit ganz verschiedenen Empfindungen, z. B. mit Ton- und Lichtempfindungen, noch von der andern, daß sehr zusammengesetzte Bewußtseinsinhalte mit Gefühl verbunden sind, die in denselben Grundformen wie die bei einfachen Empfindungen beobachteten auftreten, irgend zureichende Rechenschaft zu geben. Um für diesen einheitlichen Charakter des Gefühlslebens ein Substrat zu gewinnen, wird daher meist irgend eine hypothetische Gemeinempfindung eingeführt, auf die man dann alle jene Eigenschaften der Gefühle, die allzu offenkundig sind, als daß sie sich wegleugnen ließen, überträgt. Dabei steht aber diese angebliche Selbstbeobachtung wiederum unverkennbar unter der suggestiven Herrschaft eben des Dogmas, daß sich der gesamte Bewußtseinsinhalt ausschließlich in Empfindungen zerlegen lasse. Dieses Dogma beeinflußt die Beobachtung um so wirksamer, da es sich bei ihm in Wahrheit nirgends um eine experimentelle Analyse der Bewußtseinsvorgänge, sondern lediglich um »reine Selbstbeobachtungen« mit der ganzen Unzuverlässigkeit, die diesen anhaftet, handelt. Als die eigentliche Quelle jenes Dogmas erweist sich daher schließlich das bekannte, in der Philosophie längst als unhaltbar erkannte Prinzip der sensualistischen Erkenntnistheorie, nach welchen das Bewußtsein mit allem was es in sich schließt ein unmittelbares und ausschließliches Erzeugnis der Sinneseindrücke sein soll[2].

[1] Vgl. unten Kap. XI.

[2] Zur Geschichte und Kritik dieses erkenntnistheoretischen Prinzips vgl. meine Einleitung in die Philosophie, S. 288.

Achtes Kapitel.

Physische Bedingungen der Empfindung.

1. Allgemeines über Reiz und Empfindung.

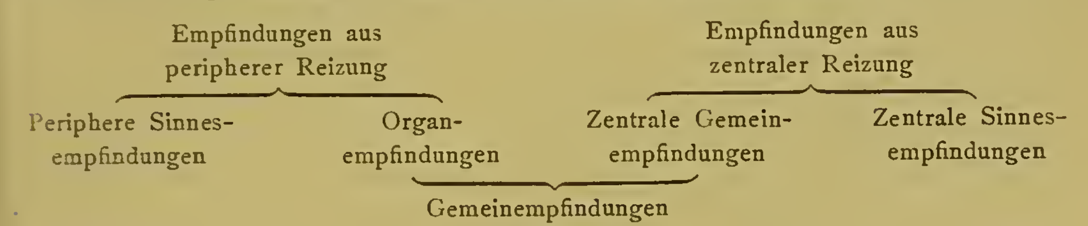
Die physischen Bedingungen, unter denen wir regelmäßig Empfindungen entstehen sehen, bezeichnen wir als die Empfindungsreize, wobei wir von dem Begriff des Reizes in jener allgemeinen, keinerlei Voraussetzungen über die Natur und Wirkungsweise der Reize enthaltenden Bedeutung Gebrauch machen, zu welcher sich derselbe in der neueren Physiologie entwickelt hat[1]. Diese Empfindungsreize sind nun entweder Vorgänge der Außenwelt, die auf die Sinnesorgane einwirken, oder Zustandsänderungen, die im Organismus selbst entstehen. Man unterscheidet daher äußere und innere Empfindungsreize und bezeichnet speziell die ersteren als Sinnesreize. Auch in den Sinnesorganen können sich aber neben den äußeren innere Reize entwickeln, die in den Strukturbedingungen oder in Zustandsänderungen der Organe ihre Ursache haben. Solche entstehen z. B. in Auge und Ohr durch plötzliche Änderung des Drucks, dem die empfindenden Flächen ausgesetzt sind, in der Haut durch die wechselnde Erfüllung mit Blut und damit verbundene Temperaturänderungen. Ausschließlich inneren Reizen zugänglich sind im allgemeinen Teile des Körpers, die durch ihre Lage direkten äußeren Einwirkungen entzogen sind. Dabei ist aber durchweg die Reizbarkeit dieser inneren Organe eine geringere: es entstehen in ihnen entweder überhaupt nur unter abnormen Verhältnissen, infolge pathologischer Reize, deutliche Empfindungen, oder die im normalen Zustand vorhandenen sind so schwach, daß sie der Beobachtung leicht entgehen. Alle diese Empfindungen innerer Teile fassen wir unter dem Namen der Gemeinempfindungen zusammen, weil von ihnen hauptsächlich das sinnlich bestimmte subjektive Befinden oder das Gemeingefühl des Körpers abhängt.

Unter den Empfindungen aus innerer Reizung nehmen diejenigen, die in den nervösen Zentralorganen entstehen, eine wichtige Stelle ein. Sie lassen sich wieder in zwei Gruppen sondern. Die erste umfaßt Empfindungen, die als Regulatoren gewisser vegetativer Verrichtungen eine wichtige Rolle spielen, wie die Empfindungen des Atmens in ihren verschiedenen Graden und Stadien, die Hunger- und Durstempfindungen.

[1] Vgl. oben Kap. III, S. 50.

Man rechnet sie, da sie in verschiedenen Organen lokalisiert werden, ebenfalls zu den Gemeinempfindungen. Auch verbinden sich mit ihnen wohl immer solche Empfindungen, die aus der Erregung der peripheren Organe selbst entspringen. Die *zweite* Gruppe zentraler Empfindungen sind diejenigen, die durch die unmittelbare Reizung zentraler Sinnesflächen bedingt sind. Hierher gehören die in die Erinnerungsbilder eingehenden Empfindungen, die in der Regel durch ihre geringe Intensität sich auszeichnen, zuweilen aber, bei abnorm gesteigerter Reizbarkeit der Sinneszentren, bei den sogenannten Halluzinationen, den durch äußere Reize verursachten Empfindungen gleichkommen können. Wir bezeichnen sie als die *zentralen Sinnesempfindungen*.

Nach ihren Beziehungen zu den Reizungsvorgängen können demnach alle Empfindungen folgendermaßen klassifiziert werden:



Die äußern Reize, die auf die Sinnesorgane einwirkend *periphere Sinnesempfindungen* hervorrufen, lassen sich, wie alle Naturvorgänge, als *Bewegungserscheinungen* irgendwelcher Art auffassen. Nur bestimmte Bewegungen besitzen aber die Eigenschaft, Sinnesreize zu sein, und unter diesen gibt es einzelne, die wiederum bloß auf bestimmte Sinnesorgane erregend wirken können. Man unterscheidet daher *allgemeine* und *besondere* Sinnesreize. Wie es scheint, können vier Arten von Bewegungen unter geeigneten Umständen von mehreren Sinnesorganen aus Empfindung hervorbringen: 1) mechanischer Druck oder Stoß. 2) Elektrizitätsbewegungen, 3) Wärmeschwankungen und 4) chemische Stoffbewegungen (Verbindungen und Zersetzungen). Jeder dieser Bewegungsvorgänge muß eine gewisse Intensität und Geschwindigkeit besitzen, wenn er zum Reize werden soll. Die Eigenschaft, allgemeine Sinnesreize zu sein, verdanken aber die genannten Bewegungen dem Umstande, daß sie direkt in der Nervenfaser selbst den Reizungsvorgang auslösen können; auch wirken sie nicht bloß auf die Sinnesorgane und Sinnesnerven, sondern auf alle, auch auf motorische und sekretorische Nerven als Reize. Hiervon unterscheiden sich die *besonderen* oder *spezifischen* Sinnesreize dadurch, daß jeder derselben ein besonderes Sinnesgebiet zum Angriffspunkte hat. Vorzugsweise für *zwei* Sinnesorgane gibt es solche spezifische Sinnesreize: für das Gehörorgan den Schall, für das Auge das Licht. Das Tast-, Geschmacks- und Geruchsorgan ver-

mitteln, das erste die Empfindungen mechanischer und thermischer, die beiden letzteren solche chemischer Einwirkungen, so daß die spezifischen Reize dieser Sinnesgebiete zugleich zu den allgemeinen Nervenreizen gehören. Doch um in so geringer Intensität zu wirken, wie es Druck, Wärme und Kälte auf die äußere Haut, gelöste und gasförmige chemische Stoffe auf die Geschmacks- und Geruchsschleimhaut tun, dazu bedarf es auch hier besonderer Einrichtungen. Unter diesen speziellen Bedingungen wird daher der allgemeine zum spezifischen Sinnesreiz.

Vor allem ist es eine unter diesen Sinnesflächen des Körpers, die äußere Haut oder das Tastorgan, die teils wegen ihrer Ausdehnung, teils als die gemeinsame Grundlage für die Entwicklung der gesamten Sinnesfunktionen, den Charakter eines allgemeinen Sinnesorgans hat, gegenüber den Organen der Spezialsinne. Die Empfindungen der äußeren Haut sind überdies den Gemeinempfindungen verwandt. Denn auch diese sind unbestimmte Druck- und Temperaturempfindungen, und bei größerer Intensität gleichen sie den Schmerzempfindungen des Tastorgans. Speziell den Druckempfindungen nähern sich aber namentlich diejenigen Gemeinempfindungen, die bei den Bewegungen der Tastorgane in den Gelenken, Sehnen und Muskeln entstehen. Sie lassen sich daher auch wegen ihrer Beteiligung an der Funktion des Tastens als innere Tastempfindungen den äußeren gegenüberstellen.

Wie bei jedem Bewegungsvorgang, so unterscheiden wir nun bei den Sinnesreizen Form und Stärke der Bewegungen. Von der Form der Bewegung ist die Qualität, von der Stärke die Intensität der Empfindung abhängig; und den größeren Unterschieden in der Form der Reizung entsprechen verschiedenartige oder disparate, den geringeren gleichartige Empfindungen. Allgemein nennen wir demnach disparat solche Empfindungen, zwischen denen keine stetigen Übergänge vorkommen, und die deshalb für uns unvergleichbar sind. Disparat sind also die Empfindungen verschiedener Sinne, wie Licht-, Schall-, Geschmacksempfindungen. Dagegen sind die Empfindungen je eines der Spezialsinne gleichartig, insofern man durch stetige Abstufungen des Reizes von jeder beliebigen Empfindung zu jeder beliebigen anderen des gleichen Sinnesgebiets in kontinuierlichem Übergange gelangen kann. Nur der allgemeine Sinn, der Tastsinn, besitzt mehrere Empfindungsqualitäten: die Druck-, Wärme-, Kälte- und Schmerzempfindungen. Die äußere Bedingung dieser Verhältnisse liegt in der Beschaffenheit der Sinnesreize sowie in der verschiedenartigen Struktur der Sinnesorgane. Unter den vielgestaltigen Bewegungsformen der äußeren Natur ist nur eine beschränkte Zahl imstande auf unsere Sinnesorgane zu wirken. Die Reize eines jeden Sinnes bilden aber im allgemeinen eine stetige Stufenfolge und erfüllen

daher die für die Gleichartigkeit der Empfindungen erforderliche Bedingung. Zwischen den Reizformen der verschiedenen Sinne finden sich dagegen keinerlei stetige Übergänge, sondern es existieren zwischenliegende Bewegungsformen, durch die unsere Sinnesorgane nicht erregt werden.

Am deutlichsten lassen sich diese Verhältnisse bei denjenigen Sinnesreizen verfolgen, die auf schwingende Bewegungen zurückzuführen sind. Bei jeder schwingenden Bewegung können wir nämlich die Weite und die Form der Schwingungen unterscheiden. Unter der Schwingungsweite (Amplitude) versteht man die Raumentfernung, um die sich das Bewegliche bei jeder Schwingung aus seiner Gleichgewichtslage entfernt; unter der Schwingungsform die Kurve, die es während einer gegebenen Zeit im Raume beschreibt. Die Schwingungsform kann entweder eine periodische oder eine aperiodische sein. Periodisch ist eine Bewegung, die sich nach gleichen Zeitabschnitten in derselben Weise wiederholt; ist dies nicht der Fall, so nennt man die Bewegung aperiodisch. So ist z. B. Fig. 106 *A* eine aperiodische, *B* bis *D* sind periodische Schwingungen. Zwei periodische Schwingungsformen können nun entweder bloß dadurch voneinander abweichen, daß bei sonst übereinstimmender Gestalt der Schwingungskurve die Geschwindigkeit der Schwingungen eine verschiedene ist, oder es kann die Geschwindigkeit übereinstimmen und die Gestalt der Kurve abweichen, oder endlich es kann beides, Geschwindigkeit der Periode und Gestalt der Kurve, verschieden sein. In *B* und *C* sind diese Fälle dargestellt. Die beiden Kurven in *B* stimmen in ihrer Form überein, aber bei der punktierten Kurve wiederholen sich die Perioden doppelt so schnell als bei der ausgezogenen. Mit der letzteren stimmt die Kurve *C* hinsichtlich der Geschwindigkeit der Perioden überein, aber die sonstige Form weicht ab; von der punktierten Linie *B* unterscheidet sich *C* in beiden Beziehungen. Die Fig. *D*

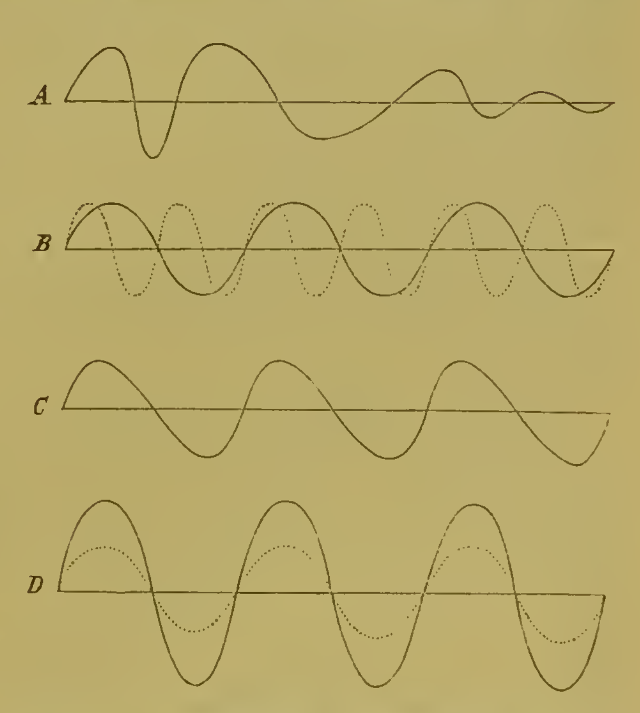


Fig. 106. *A* aperiodische Schwingungen. *B* bis *D* periodische Schwingungen: *B* und *C* Formunterschiede, *D* Amplitudenunterschiede.

veranschaulicht endlich auch noch das Verhältnis von Schwingungsweite und Schwingungsform. Die beiden Kurven stimmen sowohl in der Geschwindigkeit der Perioden wie in der Form überein, aber die punktierte Kurve hat eine geringere Schwingungsweite. Nun entspricht die Schwingungsweite der Intensität, die Schwingungsform der Qualität der Empfindung. Die wichtigsten Unterschiede der Schwingungsform bestehen aber in der verschiedenen Geschwindigkeit (oder der reziproken Wellenlänge) der Schwingungen. Auf der letzteren beruhen daher die Hauptunterschiede der Empfindungsqualität. Schwingungen zwischen 10—14 und etwa 50000 in der Sekunde empfinden wir als Töne, solche zwischen 450 und 785 Billionen als Licht oder Farbe. Zwischen beide schieben sich die Temperaturempfindungen ein, die noch über die untere Grenze der Lichtempfindungen herüberreichen, aber erst weit über der oberen Grenze der Schallschwingungen beginnen. Die Druck-, Geschmacks- und Geruchsreize liegen, da sie nicht auf regelmäßige schwingende Bewegungen zurückzuführen sind, außerhalb dieser Reihe. Sie lassen sich im allgemeinen als aperiodische Bewegungsvorgänge auffassen, wobei dann die Druckreize die untere Grenze der Reizbewegungen überhaupt bezeichnen, insofern bei ihnen schon eine einmalige Erschütterung die Empfindung auszulösen pflegt[1].

Alle jene äußeren Bewegungsformen, die wir hiernach auch als die physikalischen Sinnesreize bezeichnen können, erregen die Empfindung durch das Mittelglied einer innern Bewegung in den Sinnesapparaten, die wir die physiologische Sinnesreizung nennen wollen. Nur solche Bewegungen in der äußeren Natur sind Sinnesreize, denen in irgend einem Sinnesorgan Einrichtungen entsprechen, die eine Übertragung der Bewegung, eine Umwandlung des physikalischen in einen physiologischen Reiz gestatten. Bei dieser Umwandlung kann nun offenbar eine mehr oder minder bedeutende Transformation der Bewegungen stattfinden. Doch besitzen wir von den Vorgängen der physiologischen Sinnesreizung, zu denen außer den Veränderungen in den Sinnesorganen

[1] Als einen Oberbegriff der Qualität hat HELMHOLTZ noch die Modalität der Empfindung unterschieden, indem er solchen Empfindungen, die stetige Übergänge in einander darbieten, die gleiche, disparaten Empfindungen aber eine verschiedene Modalität zuschreibt (HELMHOLTZ, Physiol. Optik[2], S. 584). Blau und gelb sind also z. B. nach ihm Empfindungen von verschiedener Qualität, aber gleicher Modalität, eine Druck- und eine Lichtempfindung sind dagegen sowohl in ihrer Qualität wie in ihrer Modalität verschieden. Da einerseits die Modalitätsunterschiede nur höhere Grade von Qualitätsunterschieden sind, und da sich anderseits, wie die Entwicklungsgeschichte annehmen läßt, die sogenannten Modalitätsunterschiede wahrscheinlich aus relativ geringgradigen Qualitätsunterschieden differenziert haben, so werde ich im folgenden von diesem etwas scholastischen Begriff der Modalität keinen Gebrauch machen, sondern mich, wo es erforderlich ist, die Diskontinuität zwischen bestimmten Teilen des Empfindungssystems hervorzuheben, wie oben des Ausdrucks »disparate Qualitäten« bedienen.

auch diejenigen in den Sinnesnerven und in den sensorischen Zentralorganen gehören, erst eine verhältnismäßig geringe Kenntnis. Über die Transformationen bei den einzelnen Formen der Sinneserregung sind daher bis jetzt nur Vermutungen möglich, die sich teils auf die unten zu erörternden Strukturverhältnisse der Sinnesorgane, teils auf die Eigenschaften der Empfindungen stützen, indes die eigentlichen physiologischen Vorgänge innerhalb der Nervenendigungen in den Sinnesorganen noch fast ganz unerforscht sind. Jene beiden Reihen von Tatsachen, die gegenwärtig allen unsern Schlüssen über die Umwandlung der physikalischen in die physiologischen Sinnesreize zugrunde liegen, die anatomische und die physiologische, fallen aber naturgemäß der Untersuchung der einzelnen Sinnesgebiete zu, die uns im folgenden beschäftigen wird. Nur *ein* Gesichtspunkt läßt sich hier schon als ein allgemeinerer hervorheben, der zu einer vorläufigen Sonderung der Gebiete nach dem allgemeinen Charakter jener Transformationen benützt werden kann. Dieser Gesichtspunkt ist den schon der unmittelbaren Beobachtung sich aufdrängenden *Verschiedenheiten des zeitlichen Verlaufs der Sinneserregungen* entnommen, wie sie in der verschiedenen *Nachdauer* der Empfindung nach der momentanen Einwirkung äußerer Reize sich aussprechen. Einen Anhalt für die Beurteilung der Größe dieser Nachdauer gewinnt man durch Versuche, bei denen man möglichst momentane Eindrücke in rascher, aber beliebig variierbarer Zeitfolge auf die Sinnesorgane einwirken läßt und nun diejenige Grenze des Intervalls zwischen den Reizen bestimmt, bei welcher diese sich zu einer kontinuierlichen Empfindung verbinden. Diese Zeitgrenzen fand z. B. MACH:

beim Auge	= 0,0470 Sek.
beim Tastorgan (Druckreize)	= 0,0277 Sek.
beim Ohr	= 0,0160 Sek.[1]

Für Geruchs- und Geschmackssinn lassen sich wegen der besonderen Bedingungen der Reizeinwirkungen diese Intervallgrenzen nicht bestimmen. Man darf aber nach sonstigen Erfahrungen wohl annehmen, daß bei ihnen die Zeit die beim Auge gefundenen noch beträchtlich übertrifft.

Nun wird man im allgemeinen voraussetzen dürfen, daß in solchen Fällen, wo der Verlauf der Empfindung und demnach auch derjenige der ihr korrespondierenden physiologischen Reizung mit der Dauer der äußeren physikalischen Reize annähernd übereinstimmt, die Transformation eine

[1] Sitzungsber. d. Wiener Akademie, Math.-naturw. Kl., 2. Abt., Bd. 51, 1865, S. 142. Die obigen Zahlen haben übrigens nur die Bedeutung annähernder Durchschnittswerte, da die betreffenden Zeiten, wie wir namentlich beim Ohr und beim Auge sehen werden, nach Intensität und Qualität der Reize beträchtlich variieren (Kap. XI, 3 und 4).

geringere sein werde. Mit Rücksicht hierauf lassen sich alle Sinnesempfindungen vorläufig in zwei Hauptklassen bringen:

1) in die Empfindungen der mechanischen Sinne: so bezeichnen wir diejenigen Sinne, bei denen die physiologische Erregung in ihrem zeitlichen Verlauf ein ziemlich treues Abbild der äußern mechanischen Bewegung ist, welche auf die Endapparate der Sinnesorgane einwirkt: Drucksinn, Gehörssinn;

2) in die Empfindungen der chemischen Sinne: so wollen wir diejenigen Sinne nennen, bei denen der physiologische den physikalischen Reiz verhältnismäßig lange überdauert, und wo daher eine tiefer greifende chemische Transformation wahrscheinlich ist: Geruchs- und Geschmackssinn, Gesichtssinn[1].

Durch diese Bezeichnungen soll nicht ausgeschlossen sein, daß sich nicht auch bei den mechanischen Sinnen chemische Vorgänge an der physiologischen Reizung beteiligen. Einen prinzipiellen Unterschied bezeichnen ja die Ausdrücke mechanisch und chemisch ohnehin nicht, da auch die chemischen Vorgänge als Bewegungsvorgänge aufzufassen sind. Insbesondere aber die Reizungsvorgänge in den Sinnesnerven und Sinneszentren sind, wie wir im Kap. III gesehen haben, höchst wahrscheinlich durchgängig chemische Prozesse. Zunächst soll also jene Unterscheidung nur andeuten, inwieweit die zeitlichen Eigenschaften der äußern Reizform noch bei der physiologischen Reizung erhalten bleiben oder nicht. Daneben weisen aber allerdings auch die Strukturverhältnisse einzelner Sinnesorgane, namentlich des Hör- und Sehorgans, darauf hin, daß bei den mechanischen Sinnen der äußere Sinnesapparat die physikalische Bewegung in einer relativ wenig veränderten Form auf die Sinnesnerven überträgt, während bei den chemischen Sinnen schon in den peripheren Sinneselementen eine Umwandlung in chemische Molekularbewegungen stattfindet, die dann erst als die eigentlichen physiologischen Sinnesreize auf die Nervenendigungen einwirken.

2. Entwicklung der Sinnesorgane und ihrer Funktionen.

a. Allgemeine Entwicklung aus dem Hautsinnesorgan.

Unsere Kenntnis der Sinnesfunktionen im Tierreich stützt sich hauptsächlich auf die anatomische Vergleichung der äußern Sinnesapparate, der so viel als möglich die Beobachtung des Verhaltens der Tiere gegen-

[1] Zu welcher dieser Gruppen die Temperaturempfindungen zu rechnen seien, muß vorläufig dahingestellt bleiben. Wir werden auf diese Frage bei der speziellen Untersuchung derselben zurückkommen.

über den Sinnesreizen zu Hilfe kommen muß. Doch ist diese Beobachtung, besonders bei den niedereren Tieren, von großen Schwierigkeiten begleitet und daher noch eine sehr lückenhafte, so daß die anatomische Untersuchung unsere wichtigste Quelle bleibt. Sie läßt nun keinen Zweifel daran, daß die Empfindungen der höheren Organismen aus einer Differenzierung ursprünglich mehr gleichförmiger Sinneserregungen entstanden sind. Die Funktionen des allgemeinen Sinnes, die Tast- und Gemeinempfindungen, erscheinen hierbei als der Ausgangspunkt der Entwicklung. Schon früher wurde bemerkt, daß bei den Protozoen, deren Leibesmasse aus Protoplasma besteht, sichtlich die kontraktile Substanz zugleich der Sitz der Empfindungen ist (S. 63, Fig. 3). Bei der Gleichartigkeit des Protoplasmas werden aber hier jedenfalls auch die Empfindungen als relativ gleichförmige vorauszusetzen sein, und wir werden annehmen dürfen, daß diejenigen äußeren Reize, welche die Protoplasmabewegungen anregen, zugleich die Bedeutung von Sinnesreizen besitzen. Dies sind unter den normalen Lebensverhältnissen der Protozoen Druck-, Temperatur-, chemische und Lichtreize. Die beiden ersteren können nicht nur auf die Tastoberfläche des Tieres, sondern auf dessen ganze Leibesmassse einwirken. Die Tast- und Gemeinempfindungen scheinen also noch ungetrennt zu sein, während Druck und Temperatur bei der großen Verschiedenheit der Bewegungen, die sie am Protoplasma verursachen, bereits zu verschiedenen Empfindungen Anlaß geben dürften. Wie solche Empfindungen elementarer organischer Wesen beschaffen sind, wissen wir freilich nicht. Jedenfalls aber werden wir dieselben nach Maßgabe der objektiven Reizwirkungen als subjektive Zustände voraussetzen dürfen, die von der Beschaffenheit der Reizeinwirkungen abhängen und in diesem Sinne unseren eigenen Empfindungen analog sind.

Von den sogenannten spezifischen Sinnesreizen scheinen Schalleindrücke, so lange sie nicht etwa durch ihre Stärke in Tasteindrücke übergehen, bei den Protozoen wirkungslos zu sein. Um so deutlicher reagieren die meisten dieser Wesen auf gewisse chemische Stoffe und auf Lichtreize. Dabei sind nun freilich wohl die Wirkungen, die durch eingreifendere chemische Reagentien hervorgebracht werden, vielfach durchaus als physikalisch-chemische Gerinnungs- oder Lösungsvorgänge zu deuten. In andern Fällen legen aber doch die Erscheinungen die Annahme einer eigentlichen Geschmacksreizung nahe; und zwar sind es nicht bloß die bewimperten Infusorien, bei denen die früher (S. 51) schon erwähnte Aufsuchung und Bevorzugung einer bestimmten Nahrung unmittelbar auf Geschmacksempfindungen hinweist; sondern auch gewisse bei Bakterien und andern einfachsten Protozoen oder ihnen gleichwertigen Formelementen, wie Samenfäden, Schwärmsporen, Lymphkörpern, beobachtete,

unter dem Namen der »Chemotaxis« beschriebene Bewegungen gleichen durchaus solchen Reaktionen, die Bevorzugung oder Abscheu ausdrücken, und die wir bei den höheren Organismen nur als die Folgen von Empfindungen kennen. So wirken auf Bakterien, Flagellaten und Volvocinen Pepton, Kalisalze (Fleischextrakt), Traubenzucker, Asparagin und andere Stoffe im allgemeinen anziehend, Säuren, Alkalien, Salzlösungen abstoßend ein[1]. Die Reaktionen auf Lichtreize bestehen teils in lebhafteren Bewegungen, welche die Belichtung hervorbringt, teils aber auch darin, daß viele Protozoen das Licht aufsuchen, und daß sie gewisse Farben, wie Grün oder Rot, vor andern, z. B. Gelb oder Blau, bevorzugen, sich also in hellen oder grün, rot belichteten Räumen ansammeln. Diese Bewegungen mögen nun freilich zuweilen durch die Beschleunigung, die der respiratorische Gaswechsel unter dem Einfluß des Lichtes erfährt, oder durch Temperaturänderungen verursacht sein. Immerhin bleiben zahlreiche Fälle übrig, wo solche rein physikalische Bedingungen nicht nachweisbar sind und daher die Möglichkeit einer mit Empfindung verbundenen Lichtreaktion wahrscheinlich wird[2]. Auch darf man wohl, wo die sonstigen Bedingungen die Annahme einer Empfindungsreizung durch Licht nahe legen, vermuten, daß die roten Pigmentflecken an bestimmten Stellen der Körperoberfläche mancher Infusorien Vorrichtungen zum Behuf der Lichtabsorption darstellen, die das umgebende Protoplasma für Licht empfindlicher machen, so daß diese Pigmentflecken als einfachste Sehorgane zu deuten sind. Auch dann würden sie aber freilich kaum als *spezifische* Sehorgane im eigentlichen Sinne anzusehen sein, sondern lediglich als Punkte, denen die der gesamten Körperbedeckung eigene Lichtempfindlichkeit in gesteigertem Maße zukommt. Dies machen, abgesehen von den Symptomen der Lichtempfindlichkeit, welche die solcher Pigmentflecke entbehrenden Protozoen erkennen lassen, namentlich die unten zu erwähnenden Erscheinungen an augenlosen oder geblendeten Tieren von zusammengesetzter Struktur wahrscheinlich. Auch ist es bemerkenswert, daß verhältnismäßig niedere, in ihren Eigenschaften den pflanzlichen Elementarorganismen nahe stehende Protozoen (Euglena, Distoma) sich durch Augenpunkte auszeichnen, während die bewimperten Infusorien, die sonst in ihrem ganzen Verhalten weit mehr den Charakter tierischer Wesen besitzen, jener Pigmentflecke entbehren, obgleich sie doch deutlich auf Lichtreize reagieren. Dabei beschränken sich diese

---

[1] PFEFFER, Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen, Bd. 1, 1884, S. 363. Bd. 2, 1888, S. 582.

[2] TH. W. ENGELMANN, PFLÜGERS Archiv, Bd. 19, 1883, S. 387. Zur Beurteilung der allgemeinen Frage der thermischen, chemischen und Lichteinwirkungen auf Elementarorganismen vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie[2], Bd. 2, S. 96 ff., und VERWORN, Allgemeine Physiologie[3], 1901, S. 448 ff.

Reaktionen der Protozoen auf die oben erwähnten Erregungs- und Richtungseffekte, ähnlich wie sie auch an Elementarteilen, z. B. an den Schwärmsporen der Algen, wahrzunehmen sind. Nirgends dagegen beobachtet man Erscheinungen, die auf eine eigentliche Gesichtswahrnehmung hinweisen. Die bewimperten Infusorien z. B., die sich durch ihre große Tastempfindlichkeit und lebhafte Beweglichkeit auszeichnen, weichen niemals den ihnen in den Weg tretenden Hindernissen aus. Nur durch den Tastsinn empfangen sie offenbar die Eindrücke, von denen die zweckmäßige Regulierung ihrer spontanen Bewegungen abhängt. Dieser über die andern Sinneseindrücke weitaus überwiegenden Bedeutung des Tastsinns entspricht es auch, daß die einzige deutlich erkennbare Weiterentwicklung der Sinnesfunktionen, die in der Klasse der Protozoen zu beobachten ist, dem eigentlichen Tastorgane zukommt, das durch die Ausbildung eines Wimperkleides oder einzelner stärkerer Cilien in der Form sogenannter Ruderfüße die Hauptursache der vollkommeneren und spezifisch tierischen Lebenseigenschaften der cilientragenden Infusorien ist. Dabei sind nicht nur die Cilien selbst empfindlichere, schon auf schwächere Tastreize reagierende Gebilde, sondern, indem jede Cilienbewegung als Reiz auf benachbarte Cilien einwirkt, kann sich ein anfangs beschränkter Reiz in kurzer Zeit dem ganzen Körper mitteilen. Auf diese Weise ist das Cilienkleid wahrscheinlich das erste Äquivalent eines zusammenhängenden Nervensystems, wobei jener indirekte Zusammenhang, den das zentrale Nervensystem der Metazoen zwischen den einzelnen Organen vermittelt, hier durch die unmittelbare Einheit der bewegungs- und empfindungsfähigen Teile hergestellt wird.

Unter den zusammengesetzten Tieren oder Metazoen nähern sich die Cölenteraten durch die periphere, unmittelbar den Organen der Empfindung und Bewegung benachbarte Lage der Nervenelemente noch einigermaßen den Protozoen, bei denen die Bewegungs- und Empfindungsorgane weder von einander noch von besonderen, sie verbindenden zentralen Gebilden geschieden sind. Beide Differenzierungen erscheinen dann aber als sich begleitende Vorgänge. Während nämlich einerseits kontraktile Elemente selbständig aus den unter der Epithelschicht gelegenen Keimzellen entstehen, treten anderseits mit diesen sowie auf einzelnen Zellen der Körperbedeckung, Nervenfibrillen als Ausläufer von Nervenzellen in Verbindung[1], die sich in Sinneszellen umwandeln. So sind hier die Grundelemente der animalen Funktionen bereits räumlich geschieden, während sie zugleich durch zentrale Elemente mit einander in Verbindung treten. Auch verbindet sich nun alsbald mit dieser Scheidung der drei

[1] R. und O. HERTWIG, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, 1878, S. 157 ff.

funktionell einander ergänzenden Elemente der animalen Lebensvorgänge eine Differenzierung derjenigen unter ihnen, mit deren Entwicklung die Steigerung der Funktionen in erster Linie zusammenhängt: der Sinneselemente. Zunächst fällt freilich der überwiegende Teil dieser Entwicklung noch in den Bereich des eigentlichen Tastsinnes. Dieser besitzt an vielen Körperstellen in Tentakeln und borstenartigen Fortsätzen Hilfsapparate, die, in ihrer Funktion den Cilien und Ruderfüßen der höheren Protozoen verwandt, durch den Reichtum der ihnen zuströmenden Nervenfibrillen die Bedeutung spezifischer Tastorgane gewinnen. Mögen sich die letzteren auch kaum durch die Qualität der Empfindungen, so werden sie sich wohl um so mehr durch ihre viel feinere Empfindlichkeit vor den übrigen Teilen der Körperbedeckung auszeichnen. In engem Zusammenhang mit diesen besonderen Tastorganen bilden sich dann aber zugleich weitere als Sinnesorgane zu deutende Formen der Nervenendigung, die sich der Einwirkung besonderer Sinnesreize angepaßt haben. So finden sich an den am Schirmrand der Medusen neben den durch ihre Beweglichkeit und Tastempfindlichkeit ausgezeichneten Tentakeln eigentümliche Randkörper, die von dichteren Anhäufungen von Ganglienzellen umfaßt sind, während sich die Substanz des Randkörpers selbst in zwei Teile von offenbar funktionell abweichender Bedeutung gliedert: in eine der Außenwelt zugekehrte Sinnesgrube *S* (Fig. 107), die von einem reichen Sinnesepithel bedeckt ist, in dem die Nervenfasern endigen, und in einen darunter gelegenen Hohlkörper *R*, in dessen Wände an vielen Stellen kleine Kalkkristalle eingelagert sind. In der unmittelbaren Nähe dieses Hohlraums finden sich kleine von Nervenfäden versorgte Pigmenthaufen, die von einem stark lichtbrechenden Körperchen bedeckt sind. Daß die zuerst erwähnten Gruben Organe eines chemischen Sinnes seien, ist um so wahrscheinlicher, als die Tiere, wie ihr Verhalten bei der Nahrungssuche, bei der Einwirkung riechender und schmeckender Substanzen zeigt, jedenfalls für chemische Reize empfindlich sind. Dabei ist aber wohl eine Sonderung zwischen Riech- und Schmeckorgan noch nicht eingetreten, so daß beide in einem indifferenten chemischen Sinnesorgan vereinigt zu sein scheinen. Ebenso tragen die von kleinen Kristall-

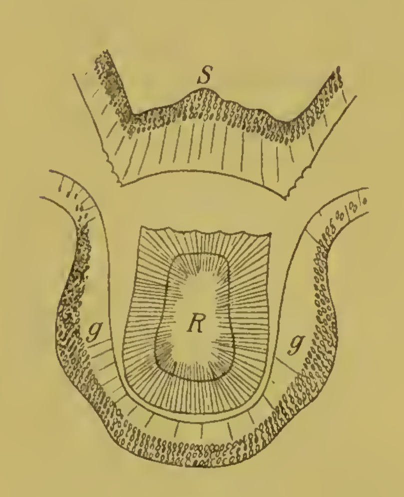


Fig. 107. Schnitt durch die äußere Sinnesgrube und den Randkörper einer Meduse (Rhizostoma Cuvieri), etwa 100 mal vergr., nach R. HESSE. *S* äußere Sinnesgrube mit Sinneszellen. *R* Rohr des Randkörpers. *g* Ganglienzellen.

linsen bedeckten Pigmentflecke alle Merkmale einfacher Organe der Lichtempfindung an sich. Zweifelhafter ist dagegen die Deutung der im Innern der Randkörper verborgenen, von Wimperzellen ausgekleideten Hohlräume *R*. Ihre physikalische Beschaffenheit macht sie offenbar zur Übertragung leiserer Erschütterungen, sei es des eigenen Körpers, sei es der Umgebung, auf die Nervenenden in hohem Grade geeignet. Danach sind sie früher meist als primitive Hörorgane gedeutet worden. Bedenkt man aber, daß unter den Lebensbedingungen dieser Seetiere Schalleindrücke wohl kaum eine erhebliche Rolle spielen, während Empfindungen, die das Gleichgewicht und die Bewegungen des Körpers regulieren, bei schwimmenden Tieren ein wichtiges Erfordernis sind, so ist es viel wahrscheinlicher, daß wir es hier mit Organen zu tun haben, die, gewissermaßen als nach innen gekehrte Teile des allgemeinen Tastorgans, die von den eigenen Stellungen und Bewegungen des Körpers ausgehenden inneren Druckempfindungen vermitteln und daneben vielleicht auch für den auf dem Körper lastenden, je nach der Meerestiefe wechselnden Gesamtdruck besonders empfindlich sind. Man kann solche Organe, die uns bei Wirbellosen wie bei Wirbeltieren noch in weiter Verbreitung begegnen werden, wegen ihrer Bedeutung für die dauernde, tonische Innervation der Bewegungsapparate, zweckmäßig als tonische Sinnesorgane bezeichnen[1]. Möglicherweise schließt übrigens diese Annahme die andere, daß die gleichen Gebilde einfache Hörorgane seien, nicht aus: denn stärkere Schallerregungen könnten immerhin mit zu jenen feineren mechanischen Reizen gehören, denen die Organe angepaßt sind. So zeigen diese niederen Organismen trotz der primitiveren Anlage ihres Nervensystems schon eine Differenzierung einiger der wesentlichen Spezialsinne. Doch trägt diese Differenzierung die Spuren der gemeinsamen Entwicklung aus dem allgemeinen Hautsinne darin noch an sich, daß auch die Fibrillen zu den verschiedenen Sinnesorganen aus einem und demselben mit seinen Ganglienzellen unmittelbar unter der Körperbedeckung gelegenen Nervennetz hervorgehen[2].

Augenfälligere Zeugnisse für diesen einheitlichen Ausgangspunkt der Sinnesentwicklung bieten aber jene Fälle, wo, obgleich das Nervensystem bereits deutlicher konsolidiert und zentralisiert ist, doch die Differenzierung der Sinnesorgane vermöge der eigentümlichen Lebensbedingungen der Tiere auf einer früheren Stufe verbleibt, wie bei den Eingeweidewürmern.

[1] Der Ausdruck ist dem von R. Ewald (Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus, 1892) für die Bogengänge des Ohrlabyrinths gebrauchten Wort »Tonuslabyrinth« nachgebildet.

[2] O. und R. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, 1878. R. Hesse, Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 60, 1895, S. 411.

In der Regel besitzen diese Tiere nur ein einziges Sinnesorgan: die äußere Haut, die überall von Nerven versorgt wird und nur an einzelnen Stellen, besonders am vordern Leibesende und in der Umgebung der Freßorgane, durch besonderen Nervenreichtum sowie durch Tastwärzchen und Tasthärchen ausgezeichnet ist. Ähnlich verhalten sich noch manche der in Erdlöchern lebenden Würmer, wie die Lumbricinen, obgleich sich bei ihnen bereits pigmentierte Gebilde finden, die mutmaßlich als Sehzellen zu deuten sind. Denn auch bei ihnen überwiegen noch durchaus Hautsinnesapparate, die Sinneszellen mit Tasthaaren, die von gewöhnlichen Oberhautzellen, sogenannten Stützzellen, eingefaßt sind (Fig. 108). Da nun diese Tiere nicht bloß eine große Tastempfindlichkeit besitzen, sondern auch auf Geschmacks- oder Geruchseindrücke deutlich reagieren, so sind ihre Hautsinnesknospen wahrscheinlich als Organe zu betrachten, die gleichzeitig Tastwerkzeuge und Organe eines chemischen Sinnes sind. Aber auch eine gewisse Lichtempfindlichkeit besitzt möglicherweise noch das Hautsinnesorgan dieser und anderer niederer Tiere. Dafür spricht besonders die Beobachtung, daß diese Tiere, wenn entweder ihre Sehorgane durch ihr Leben im Dunkeln atrophiert sind, oder wenn man ihnen die Augen exstirpiert hat, trotzdem noch Reaktionen auf Licht zeigen. Nicht bloß in solchen Fällen, wo besondere Sehorgane noch nicht zur Entwicklung gelangt sind, kann also, wie es scheint, das Hautsinnesorgan in gewissem Grade durch Lichtreize erregt werden, sondern dies kann auch dann noch stattfinden, wenn sich bereits spezifische Sehorgane zu entwickeln begonnen haben, indem überall, wo die Entwicklung der Einzelsinne überhaupt eine unvollkommenere ist, das allgemeine Sinnesorgan nicht bloß auf Tastreize, sondern in der Regel auch auf jene spezifischen Sinnesreize reagiert, die auf den höheren Entwicklungsstufen besonderen Sinnesorganen zugeteilt sind[1].

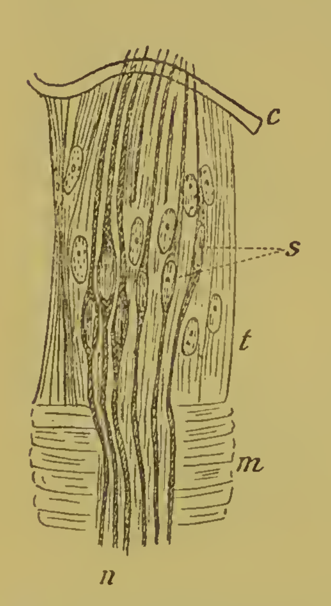


Fig. 108. Eine Hautsinnesknospe von Lumbricus herculeus, nach R. HESSE. *n* Nervenfasern. *m* Muskelschichten. *s* Sinneszellen, *t* Stützzellen. *c* Cuticula.

Dieser allmählichen Differenzierung der Sinnesfunktionen entsprechend zeigen nun auch namentlich diejenigen Organe, die mit Wahrscheinlich-

[1] R. HESSE, Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 58, 1894, S. 394 (Hautsinnesorgan bei Lumbricus). Über Lichtempfindungen bei augenlosen oder geblendeten Tieren vgl. W. NAGEL, Der Lichtsinn augenloser Tiere, 1896. R. HESSE, Zeitschrift für wiss. Zool., Bd. 62, 1897, S. 549 (Versuche an geblendeten Planarien).

keit als die Substrate eines chemischen Sinnes, sei es als Geschmacks- oder Geruchsorgane oder als Übergangsformen beider, zu deuten sind, bis herauf in die höheren Abteilungen der Wirbellosen noch deutliche Spuren ihres Ursprungs aus dem Hautsinn. Entweder sind es, wie bei den Sinnesgruben der Cölenteraten oder den Sinnesknospen der Lumbriciden, lediglich besonders nervenreiche und durch ihre Oberflächengestaltung der Einwirkung chemischer Reize leicht zugängliche Stellen der Körperbedeckung, die als Tast- und Geschmacksorgane zugleich dienen. Oder es vollzieht sich ein weiterer Schritt der Differenzierung, indem sich die für die Aufnahme äußerer Reize besonders empfindlichen Hervorragungen der Körperbedeckung, bei im ganzen oft noch übereinstimmender Beschaffenheit ihrer äußeren Form, in ihrer feineren Struktur abweichenden

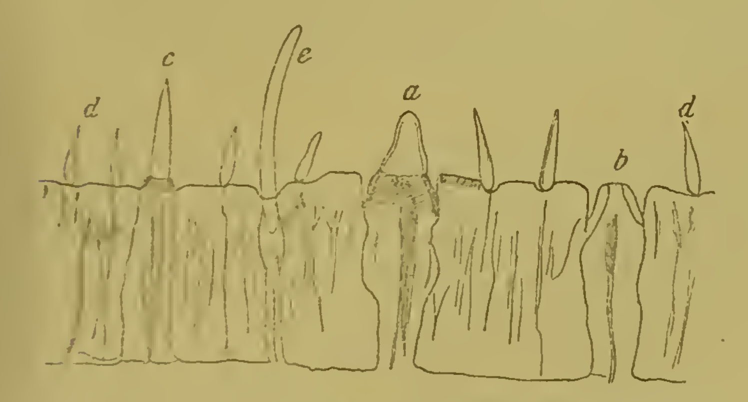


Fig. 109. Zwei Sinnesorgane auf einem Fühlerquerschnitt von Polistes gallica, nach W. NAGEL. *a* solider Kegel (Tastorgan). *b* Grubenkegel, und *c* blasser Zapfen (wahrscheinlich Geruchsorgane). *d* Schutzhaare. *e* Tasthaare.

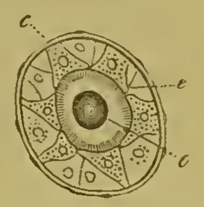


Fig. 110. Sogenanntes Hörorgan einer Muschel (Cyclas), nach LEYDIG. *c* Sinneskapsel. *e* Wimperzellen. *o* Otolith.

Reizformen angepaßt haben. Charakteristische Beispiele dieser Art sind die Antennalsinnesorgane der Insekten, die teils solide kegelförmige Gebilde darstellen, die, an ihrer Basis von Nerven versorgt, sichtlich die Übertragung von Tastreizen auf die letzteren vermitteln, teils aber auch Hohlräume in sich bergen (Fig. 109). Dabei finden sich dann in der Gestalt dieser, wahrscheinlich der Geruchssensation dienenden Hohlkegel die mannigfachsten Übergänge zu den Tastkegeln, so daß auch hier trotz erheblich weiter gediehener Differenzierung der Gedanke an metamorphosierte Tastorgane immer noch nahe liegt. Die Hohlgebilde selbst werden übrigens wohl um so mehr als Geruchsorgane zu deuten sein, da bei den Tieren selbst durchweg energische Reaktionen auf Geruchsreize beobachtet werden. Zugleich machen es die verhältnismäßig geringen Variationen der Form dieser Gebilde wahrscheinlich, daß ein und derselbe Apparat sehr verschiedene Reize aufnehmen und ihnen entsprechende

Empfindungen vermitteln kann[1]. Das Prinzip dieser wie aller Riechorgane der Insekten besteht augenscheinlich darin, daß ein mit einer sehr dünnen Chitindecke bekleidetes, in Flüssigkeit gebettetes Endgebilde der Einwirkung der Luft möglichst zugänglich, und dabei doch durch jene Decke gegen mechanische Insulte geschützt ist. Ähnliche kegelförmige Gebilde finden sich sodann als mutmaßliche Geschmacksapparate teils an äußeren Stellen des Körpers, teils, bei den in der Luft lebenden Insekten in der Regel ausschließlich, am Gaumen. Doch ist es, neben der nahen Übereinstimmung der äußeren Form mit den Tastpapillen, für den Zusammenhang aller dieser Gebilde mit dem allgemeinen Sinnesorgan bezeichnend, daß spezielle Geruchs- oder Geschmacksnerven bei den Insekten, wie bei andern Wirbellosen, nicht existieren, daher denn auch diese Organe an den verschiedensten Stellen der Körperoberfläche aus dem Hautsinnesorgan hervorgehen können und möglicherweise in vielen Fällen immer noch gleichzeitig der Aufnahme von Geruchs- wie von Geschmackseindrücken dienen[2].

Unter den höheren Sinneswerkzeugen zeigen die tonischen Sinnesorgane und die auf den niederen Entwicklungsstufen von ihnen nicht sicher zu scheidenden Hörorgane bei allen Wirbellosen und in ihrer allgemeinen Anlage noch bei den Wirbeltieren die schon bei den Randkörpern der Medusen (S. 430) bemerkte Eigenschaft, daß sie sich aus den Hautsinnesorganen als bläschen- oder röhrenförmige Gebilde differenzieren. Hier sind es vorzugsweise wimpertragende Teile der Körperbedeckung, die dieser Umwandlung unterliegen, Teile also, auf die an und für sich schon schwächere mechanische Erschütterungen als Reize einwirken. Die Umwandlung eines Gebietes der Tastfläche in ein solches Organ besteht aber darin, daß eine Reihe wimpertragender Zellen in einer dicht unter der Körperbedeckung gelagerten Kapsel sich abschließt, während entweder, wie bei den Medusen, in den Zellen selbst Kalkteilchen entstehen, oder, wahrscheinlich durch die Loslösung dieser Kalkzellen, in der Höhle der Kapsel ein geschichtetes Kalkkonkrement, der sogenannte Otolith, sich ablagert, der nun durch die Schwingungen der Cilien bewegt wird (Fig. 110). Seltener erscheinen wimperfreie Bläschen, die ebenfalls einen Otolithen enthalten: so bei manchen Mollusken und Würmern und selbst noch in der Klasse der Fische bei den Cyclostomen. Statt der Cilien finden sich ferner in andern Fällen Stäbchen, die den Taststäbchen der äußeren Körperbedeckung gleichen und offenbar tonischen Druck- oder Schallreizen angepaßte Umwandlungen derselben

[1] W. Nagel, Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibl. Zoologica, Bd. 7, 1894, S. 102 ff.

[2] W. Nagel, a. a. O. S. 125.

sind, wie denn auch der in diese Organe eintretende Nerv mit dem Hautnervensystem zusammenzuhängen pflegt: so besonders bei den Arthropoden, wo solche Organe an den verschiedensten Stellen der Körperoberfläche, namentlich aber an den Antennen oder Füßen vorkommen. Die Funktion sowohl des Otolithen wie der Hörstäbchen besteht aber wahrscheinlich darin, daß diese Gebilde sowohl bei Bewegungen des Körpers wie bei starken Schalleindrücken in Vibrationen geraten, welche sich den Wänden der Otocyste und durch sie den Nervenenden mitteilen. Da nun die Nerven dieser Organe noch eine einfache Abzweigung des Hautnervensystems bilden, so erscheint auch in dieser Beziehung der Zusammenhang mit dem allgemeinen Sinn als ein viel engerer, im Vergleich zu den höheren Entwicklungsstufen. Schon mit Rücksicht hierauf läßt sich daher die Frage aufwerfen, ob diese Organe überhaupt als Hörapparate und nicht vielmehr ausschließlich als tonische Sinnesorgane und des weiteren als Anhangsgebilde und Entwicklungsformen des Tastorgans zu deuten seien. Ähnlich wie die nach außen gerichteten Cilien und Taststäbchen die Empfindlichkeit für äußere Tastreize steigern, so werden auch jene bei den Erschütterungen, die den Körper bei heftigeren Bewegungen des umgebenden Mediums, des Wassers oder der Luft, oder auch bei seinen Eigenbewegungen treffen, veränderte Empfindungen vermitteln, während konstantere Druck- und Spannungsempfindungen dem dauernden Gleichgewichtszustand des Körpers sowie dem auf ihm lastenden Druck, letzteres namentlich bei den im Wasser lebenden Tieren, entsprechen. Diese Auffassung von der Bedeutung der genannten Organe trifft daher wesentlich mit der mehrfach über sie geäußerten Vermutung zusammen, daß sie statische Organe, Sinnesorgane für die Erhaltung des Gleichgewichts und für die Regulierung der Bewegungen des Körpers seien. Sie gibt aber dieser Vermutung zugleich ein bestimmteres Substrat, indem hier außerdem auf Grund der unmittelbaren Differenzierung dieser Organe aus dem Tastorgan die Gebilde in ähnlichem Sinne als innere Tastorgane betrachtet werden, wie die Cilien und Taststäbchen äußere Hilfsapparate des Tastsinns sind. Ist diese Annahme entwicklungsgeschichtlich wahrscheinlich, so ist jedoch nicht zu übersehen, daß sie mit der andern, jenen Apparaten komme wenigstens in vielen Fällen auch die Funktion von Hörorganen zu, keineswegs unvereinbar ist. Da Schalleindrücke und sonstige, durch Bewegungen der Umgebung oder des eigenen Körpers erzeugte Erschütterungen Reize von verwandter Art sind, so liegt es vielmehr nahe, in diesen Organen aus dem Hautsinnesorgan entwickelte Anhangsgebilde zu sehen, welche die Eigenschaften von tonischen Sinneswerkzeugen und von Hörorganen in sich vereinigen.

Daß die meisten der früher dem Gehörsinn zugerechneten bläschen-

oder röhrenförmigen Organe der Tiere, von den Cölenteraten und Krustern an bis herauf zu den Fischen und Amphibien, mindestens zu einem sehr wesentlichen Teile diese Funktion tonischer Sinnesapparate besitzen, das bezeugen übrigens auch die Erscheinungen, die man der teilweisen oder völligen Exstirpation dieser Gebilde folgen sieht. Bei den Wirbellosen kommt hierbei namentlich den Otolithen (Fig. 110 *o*) eine wichtige Rolle zu. Schon bei den Krebsen beobachtet man nach der Entfernung derselben mehr oder minder beträchtliche Störungen der Körperbewegungen[1], und ähnliche Erscheinungen treten noch bei Wirbeltieren, namentlich den im Wasser lebenden, als Folgen der gleichen Operation ein. Auch scheint auf die Beziehung der in den Organen ausgelösten dauernden Erregungen zum Tonus der Muskeln die Steigerung hinzuweisen, die gewisse Reflexe infolge der Exstirpation erfahren, da tonische Erregungen vielfach eine reflexhemmende Wirkung zu äußern pflegen[2]. Die Bedeutung der Otolithen wird man hiernach wesentlich darin erblicken dürfen, daß durch die Übertragung der Bewegungen der im Innern der Cyste enthaltenen Flüssigkeit auf sie die Druckreize auf die Cilien der Cystenwand oder, bei den Wirbeltieren, auf die die Bogengänge des Ohrlabyrinths verschließenden Membranen verstärkt werden. Dieser Umstand wird namentlich bei den Schwimmbewegungen in Betracht kommen, weil, je dichter das umgebende Medium ist, um so mehr die im Innern der Organe durch wechselnden Druck oder durch Flüssigkeitsströmungen erzeugten Reizbewegungen solcher Steigerungen bedürfen. Hierdurch erklärt es sich auch, daß bei den Seetieren alle jene Höhlenbildungen unter dem Integument um so mehr an Ausdehnung zunehmen, in je größerer Tiefe die Tiere leben. Denn nicht nur die sogenannten Otocysten und bei den Fischen die unten zu beschreibenden Bogengänge des Labyrinths werden immer massiger, sondern es treten überdies besondere, weit ausgedehnte Höhlen- und Röhrenbildungen auf, die sogenannten »Seitenorgane« der Fische, die in ihrem allgemeinen Charakter durchaus den oben erwähnten Hohlräumen in den Randkörpern der Medusen (Fig. 107) gleichen. Demnach kommt ihnen wohl auch genetisch wie funktionell die Bedeutung von Ergänzungsapparaten des Tastsinnes zu, die sich entsprechend den gesteigerten Ansprüchen, welche die Lebensweise der Tiere an die genaue Regelung des Körpergleichgewichts und der Bewegungen stellt, entwickelt haben[3]. Je mehr dagegen in der Tiefe des

[1] TH. BEER, PFLÜGERS Archiv, Bd. 73, 1898, S. 1. Bd. 74, 1899, S. 364.

[2] DELAGE, Archive de Zool. expér. T. 5, 1888, p. 1. J. STEINER, Die Funktionen des Zentralnervensystems. II. Die Fische, 1888, S. 112 ff. J. BREUER, PFLÜGERS Archiv. B. 48, 1891, S. 195. J. LOEB, ebend. Bd. 49, 1891, S. 175. M. VERWORN, ebend. Bd. 50. 1892, S. 423. N. ACH, ebend. Bd. 86, 1901, S. 122.

[3] F. E. SCHULZE, Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Archiv für mikroskop. Anat. Bd. 6, 1870, S. 62 ff.

Wassers die Bedeutung der Schallreize im Leben der Tiere zurücktritt, um so wahrscheinlicher ist es, daß auf der Seite jener im weitesten Sinn tonischen Funktionen die Hauptbedeutung der Organe liegt. Dennoch ist damit keineswegs gesagt, daß die nämlichen Organe nicht gleichzeitig auch als Hörapparate dienen können. Vielmehr wird sich die Tatsache ob, und der Umfang, in dem dies geschieht, wiederum ganz nach den Lebensbedingungen richten. Wenn trotzdem eine solche Funktion von manchen Beobachtern verneint wird[1], so entspringt diese Ansicht, abgesehen von der Schwierigkeit, Hörreaktionen mit Sicherheit objektiv nachzuweisen, wohl hauptsächlich der Voraussetzung, ein Sinnesorgan könne nur entweder das eine oder das andere, tonisches Sinnesorgan oder Hörorgan sein; daß es beide Leistungen in sich vereinige, sei ausgeschlossen. Dennoch ist gerade dies schon in Anbetracht der Natur der Schallreize für die niedrigeren Stufen der Organisation das wahrscheinlichere. Organe, die wesentlich darauf eingerichtet sind, Druckschwankungen als Reize auf Nervenenden einwirken zu lassen, werden stärkere Erschütterungen des umgebenden Mediums schließlich ebensogut, wie die von dem eigenen Körper ausgehenden Druckreize, auf die Otolithen und die Cilien der Otocysten oder Statocysten übertragen müssen. Dazu kommt, wie wir unten sehen werden, die Tatsache, daß sich jener auf den niederen Stufen der Entwicklung im allgemeinen einheitliche und gleichartige Sinnesapparat auf den höheren Stufen in zwei nach Struktur wie Funktion offenbar differenzierte Organe scheidet: in ein eigentliches Gehörwerkzeug, und in ein wahrscheinlich ausschließlich als tonischer Sinnesapparat funktionierendes Organ. Eine solche später eintretende Scheidung legt aber doch unmittelbar die Annahme nahe, daß der zuvor bestehenden Einheit des Organs auch eine Einheit der Funktion im Sinne einer noch nicht bestimmt differenzierten Verbindung beider Leistungen entspreche.

Wie für die erste Anlage tonischer Sinnesapparate und des Gehörorgans die Entstehung von Hauteinstülpungen und von festen schwingungsfähigen Gebilden in denselben kennzeichnend ist, so ist nun das Auftreten eines Sehorgans überall an die Ablagerung von Pigmentanhäufungen und an die gleichzeitige Bildung von Elementen gebunden, die durch ihre durchsichtige und meist stark lichtbrechende Beschaffenheit eine konzentriertere Lichteinwirkung ermöglichen. Auf der niedersten Stufe erscheint diese Bildung als Metamorphose einer einzigen Zelle des Hautsinnesorgans, in der eine sensible Nervenfaser endet. So bei vielen Planarien (Plattwürmern), bei denen solche einfachste Sehorgane nicht

[1] Beer, Pflügers Archiv, Bd. 74, 1899, S. 364. Vgl. dazu Hensen, ebend. S. 22 f.

selten über die verschiedensten Teile der Körperoberfläche verteilt sind. Die Nervenfaser (*n* Fig. 111) geht dabei in eine eigentümlich umgestaltete und vergrößerte Zelle *sz* über, die im Körperparenchym liegt und außen von einem lichten, mit feinen Stiftchen besetzten Saum eingefaßt wird. In diesen Saum selbst aber greift ein dichter Pigmentbeleg ein, der einer zweiten Zelle *p* angehört, deren Kern bei *k* sichtbar ist. Diese einzelligen Sehorgane sind dann stets so gelagert, daß der durchsichtige Teil nach außen, der von Pigment umgebene nach innen gekehrt ist, so daß, wenn sich mehrere Organe dieser Art an der Körperoberfläche befinden, durch ihre gemeinsame oder abwechselnde Erregung je nach der Richtung des



Fig. 111. Schnitt durch das Auge von Planaria torva senkrecht zur Augenachse, etwa 600mal vergr., nach R. Hesse. *n* Nervenfasern. *sz* Sehzelle. *z* Zellen der Körperbedeckung. *p* Pigmentzelle. *k* Kern derselben.



Fig. 112. Schnitt durch das Auge von Euplanaria gonocephala, parallel der Augenachse, nach R. Hesse. *n* Nervenfasern. *sz* Sehzellen. *p* Pigment. *k* Kerne der Pigmentzellen.

einfallenden Lichtes verschiedene Empfindungen entstehen können[1]. Es ist bemerkenswert, daß das niederste Wirbeltier, der Amphioxus, ebenfalls noch solche einzellige becherförmige Augen besitzt. Nur daß bei ihm die nahe Beziehung, in der bei allen Wirbeltieren die Entwicklung des Sehorgans zum zentralen Nervensystem steht, darin bereits hervortritt, daß diese einfachen, mit ihrer Öffnung nach außen gekehrten Sehbecher nicht, wie die sonst ähnlich gestalteten der Plathelminthen, an der Oberfläche des Körpers, sondern im Rückenmark selbst, unter der Epithelschicht desselben liegen, wo sie aber bei der durchsichtigen Körperbeschaffenheit des Tieres gleichwohl dem Lichte zugänglich bleiben[2]. Diese einfachste Augenform geht nun unmittelbar in ein zusammengesetztes Auge über, indem mehrere solche von Pigmentzellen umlagerte

[1] R. Hesse, Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. 42, 1897, S. 527.
[2] R. Hesse, ebend. Bd. 43, 1898, S. 456.

Sehzellen, manchmal bei den gleichen Individuen, bei denen sich auch die einfache Augenform findet, zu einer Gruppe zusammentreten. Steigert sich die Zahl noch weiter, so entstehen dann größere becherförmige Organe, in denen die einzelnen Sehzellen eingelagert sind und von einer zusammenhängenden Schichte von Pigmentzellen umgeben werden (Fig. 112). Damit ist das einfache bereits in ein zusammengesetztes Auge übergegangen. Die Aufnahme von Licht verschiedener Richtung, die bei dem einzelligen Sehorgan auf gesonderte Sehzellen verteilt war, wird hier teilweise wenigstens von dem zusammengesetzten Organ übernommen. Nur gleicht dieses freilich immer noch mehr einer äußeren Vereinigung einfacher Augen, als daß es selbst im eigentlichen Sinne ein zusammengesetztes Organ genannt werden könnte, da es ihm, abgesehen von der einheitlich gewordenen Pigmentlage, an allen für die sämtlichen Sehzellen gemeinsamen Einrichtungen fehlt. Die niedrige Stellung dieser frühesten Formen zusammengesetzter Augen tritt außerdem darin hervor, daß die zu diesen Sehorganen tretenden Nerven noch nicht von dem allgemeinen sensiblen Nervensystem gesondert sind, sondern mit den Hautnerven direkt von den allgemeinen Nervenzentren zu den Sehorganen treten, ohne ein besonderes optisches Ganglion zu durchsetzen, eine Tatsache, die zugleich auf den Ursprung dieser primitiven Sehorgane aus einer Differenzierung des allgemeinen Tastorgans hinweist. Übrigens ist jene Abwesenheit besonderer optischer Ganglien, ähnlich wie bei den Plathelminthen, den Nematoden, Rädertieren und dem Amphioxus, auch noch bei den Egeln, niederen Krustern und manchen Arthropoden zu finden, und sie ist im allgemeinen mit dem gleichen Mangel ganglióser Zwischenapparate bei den übrigen speziellen Sinnesorganen verbunden. Mit dem Auftreten besonderer, in die Leitung zwischen den Nervenzentren und den Sinnesorganen eingeschalteter Ganglienzellen beginnt dann aber zugleich eine speziellere Differenzierung der Sinnesorgane selbst, durch die jener ursprüngliche Zusammenhang mit dem allgemeinen Sinn mehr und mehr in den Hintergrund gedrängt wird. Da das Hautsinnesorgan sowie die Apparate der beiden niederen chemischen Sinne an dieser spezifischen Entwicklung in verhältnismäßig geringem Grade teilnehmen, so können wir uns hinsichtlich ihrer auf das beschränken, was weiter unten, bei der Schilderung der entwickelten Sinneswerkzeuge, beizubringen sein wird. Die Ausbildung der Hör- und Sehfunktionen und der mit den ersteren eng verbundenen tonischen Sinnesfunktionen dagegen zeigt so charakteristische Stufen der Differenzierung, daß dieselben eine gesonderte Betrachtung erheischen.

b. Differenzierung der tonischen Sinnesapparate und der Gehörorgane.

Jene einfachsten Zwischenformen zwischen tonischen Organen und Gehörorganen, die aus Hohlräumen mit eingeschlossenem Otolithen und mit Cilien oder schwingungsfähigen Stäbchen bestehen (Fig. 107 und 110), besitzen in doppelter Beziehung die Bedeutung undifferenzierter Sinnesapparate: einmal, weil die Grenze zwischen Gehör- und inneren Tastorganen bei ihnen zweifelhaft sein kann, und ihnen in vielen Fällen vermutlich diese doppelte Funktion zukommt; und sodann, weil die Struktur dieser primitiven Organe dafür spricht, daß sie zwar möglicherweise durch bestimmte Schalleindrücke vorzugsweise erregt werden, eine erhebliche Verschiedenheit der Erregungsformen, also auch der Empfindungen, aber nicht wahrscheinlich ist.

Drei Reihen von Tatsachen können hier wieder zu Rate gezogen werden, um über die Funktion der in Frage stehenden Organe zu entscheiden: die Struktur der Organe, die Erwägung der allgemeinen Lebensverhältnisse der Tiere, und endlich die direkte funktionelle Prüfung. Die letztere würde natürlich der sicherste Weg sein, wenn sie überall unzweideutige Resultate ergäbe. Da dies aber meist nicht der Fall ist, so sind wir sehr oft auf die beiden ersten Hilfsmittel allein angewiesen. Die Struktur der Organe muß überdies notwendig die funktionelle Prüfung ergänzen, weil nur sie über die physikalische Natur der Reizungsvorgänge Aufschluß geben kann. Wie nun die morphologischen Verhältnisse der tonischen und der Hörapparate für den gemeinsamen Ursprung beider aus dem Hautsinnesorgan eintreten, so machen sie, wie nicht minder die physiologischen Reaktionen der Tiere, in vielen Fällen eine gemischte Funktion wahrscheinlich, also eine Entwicklungsstufe des Organs, auf welcher dieses noch den Charakter eines tonischen Sinnes besitzt, gleichzeitig aber bereits der Perzeption von Schalleindrücken fähig geworden ist. So sind die »chordotonalen« und »chordotympanalen« Organe der Insekten offenbar Sinneswerkzeuge von verwandtem Bau. Wesentliche Bestandteile eines jeden sind stäbchen- oder saitenförmige Gebilde (Chorden), die mit Nervenfasern in Verbindung stehen und im Innern oder an den Wänden eines mit Luft erfüllten, mit dem Luftgefäßsystem (den Tracheen) kommunizierenden Hohlraums ausgespannt sind (Fig. 113 *A* und *B*). Der Hauptunterschied besteht darin, daß bei den chordotonalen Organen die chitinhaltige Hautbedeckung (*ff*), bei den chordotympanalen ein besonderes Trommelfell (*t t'*) den Hohlraum *H* nach außen abschließt[1]. Offenbar haben sich also bei der zweiten,

[1] Vitus Graber, Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 20, 1882, S. 506, Bd. 21. 1882, S. 65.

vorzugsweise in der Abteilung der Orthopteren vertretenen Form *B* des Organs lediglich die Vorrichtungen, die zur Übertragung äußerer Reize auf die mit Nerven versehenen Endgebilde bestimmt sind, in höherem Grade dem spezifischen Reiz der Schallschwingungen angepaßt. Aber bei der Zartheit der Chitinmembranen darf man wohl annehmen, daß auch schon bei der primitiveren Form *A* der den Hohlraum nach außen begrenzende Teil des Integuments *f f'* als Trommelfell funktionieren kann. Dagegen stimmen die eigentlichen Endapparate der Nerven in beiden Fällen im wesentlichen überein. Sie bestehen in gangliösen Zwischenapparaten (*g*, *g'*), an die sich stäbchenförmige, schwingungsfähige Gebilde anschließen (*st*), die entweder in einem frei in dem Hohlraum ausgespannten stützenden Gewebe (*A*) oder dicht unter dem Trommelfell liegen (*B*). Dem entsprechen nun im allgemeinen auch die Beobachtungen über die physiologischen Reaktionen der Insekten auf Schallreize. Diese sind nämlich sowohl bei Tieren mit bloß chordotonalen wie bei solchen mit chordotympanalen Organen beobachtet, freilich aber bei den ersteren seltener. Auch kann man natürlich bei stärkeren Schallreizen nicht sicher sein, ob sie nicht bloß als Druckreize wirken: und in manchen Fällen gelingt es überhaupt nicht, Spuren von Schallwirkung zu entdecken[1]. Allem Anscheine nach bilden also diese Organe eine Entwicklungsreihe, die von rein tonischen Sinneswerkzeugen über solche von gemischter Funktion schließlich bis zu spezifischen Gehörwerkzeugen emporreicht.

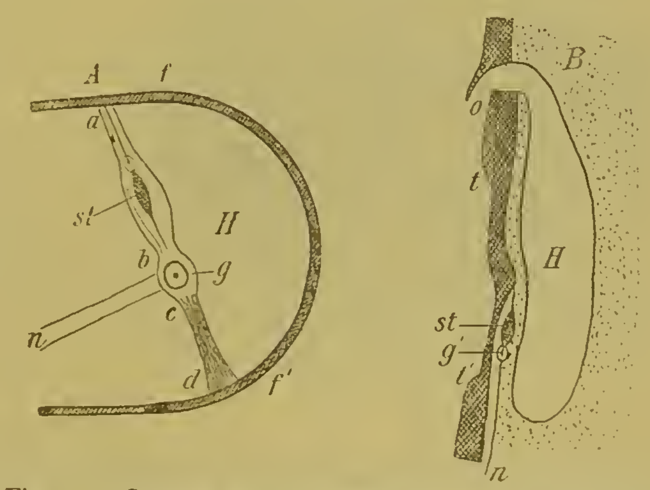


Fig. 113. Schema eines chordotonalen und eines chordotympanalen Sinnesapparats (*A* und *B*), nach VITUS GRABER. *H* Hohlraum. *O* Zugang zur Trachea (in *B*). *f f'* trommelfellartige Chitinbedeckung (*A*). *t t'* eigentliches Trommelfell (*B*). *n* Nerv. *g* Ganglion. *g'* gangliöses (sog. MÜLLERsches) Zwischenorgan. *st* Stift. *a b* Stiftzelle. *c d* Chordalligament mit dem verbreiterten Fuß *d* (*A*).

In vielen Fällen wird nun eine solche Entwicklung überdies durch die Lebensverhältnisse der Tiere und die Beziehungen dieser Sinnesapparate zu ihnen wahrscheinlich. Namentlich kann die Ausbildung von

[1] V. GRABER, a. a. O. Bd. 21, S. 65 ff.

Organen dieser Gattung sichtliche Beziehungen zu den im sexuellen Leben der Tiere eine wichtige Rolle spielenden Geräuschbildungen darbieten. So findet sich z. B. bei zahlreichen Insekten an einem der Antennenglieder ein bläschenförmiges, auf seiner Innenfläche mit steifen Stäbchen ausgerüstetes nervenreiches Gebilde, das an und für sich ganz den Charakter eines chordotonalen Organs und zugleich den eines inneren Tastorgans hat, welches sowohl die Antenne in ihren Tastfunktionen, wie vielleicht als tonisches Gleichgewichtsorgan den Gesamtkörper in seinen Ortsbewegungen unterstützt, so daß es die drei Entwicklungsstufen Tastorgan, tonisches Organ und Hörorgan in sich zu vereinigen scheint. Aber dieses unter dem Namen des JOHNSTONschen Organs beschriebene Gebilde zeigt sich nur bei gewissen Insekten, den Culiciden

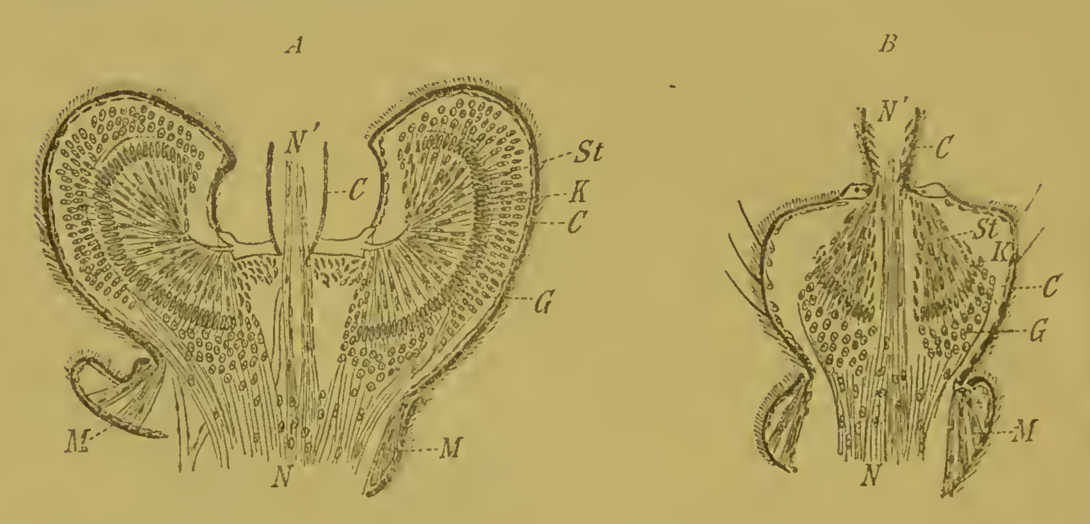


Fig. 114. JOHNSTONsches Organ von Mochlonyx culiciformis, nach CHILD, 200mal vergr. *A* vom Männchen, *B* vom Weibchen. *C* Chitinhaut. *G* Ganglienzellen. *St* Stäbchen. *K* Basalkerne der Stäbchen. *M* Antennenmuskeln. *N* Hauptantennennerv. *N'* Fortsetzung desselben zum vorderen Antennenglied.

und Chironomiden, in auffallender Weise geschlechtlich differenziert, indem es bei den männlichen Tieren eine sehr viel reichere Entwicklung erfährt, als bei den weiblichen (Fig. 114 *A* und *B*). Da nun die Männchen, wie Versuche lehren, Schalleindrücke empfinden und, wie es scheint, sogar die Richtung des Schalls unterscheiden können, so vermutet man, daß diese Organe, wenn die Tiere beim Schwärmen die Weibchen aufsuchen, als Gehörorgane funktionieren, indem durch die von den Weibchen erzeugten Töne die Stäbchen der männlichen Organe in Schwingungen versetzt werden. Dabei ist dann wahrscheinlich zwar keine Unterscheidung qualitativ verschiedener Eindrücke möglich, aber es ist doch wohl eine besondere Anpassung der schwingenden Gebilde an die Töne der Weibchen eingetreten. Hiernach würden die Organe als kom-

binierte Tast- und Hörorgane zu deuten sein, wobei aber die Hörfunktion nur bei den Männchen zur Ausbildung gelangt ist, bei den Weibchen dagegen entweder ganz fehlt oder jedenfalls viel unentwickelter bleibt[1].

In den meisten Fällen beginnender Differenzierung von Hörorganen aus tonischen Organen sind nun diese schwingungsfähigen Gebilde wahrscheinlich als Apparate diffuser Geräuschempfindungen ohne deutliche Unterscheidung verschiedener Schallqualitäten aufzufassen. In andern Fällen, wie z. B. bei dem JOHNSTONschen Organ und überhaupt bei den durch eigene Geräuschbildung sich auszeichnenden Insekten, sind sie vermutlich an diese meist sehr hohen Töne und Geräusche adaptiert, — ein Umstand, der zugleich in Anbetracht der geringen mechanischen Energie solcher Töne dafür spricht, daß die Organe als eigentliche Hörorgane, nicht bloß als tonische Organe funktionieren. Auch scheinen nicht allein bei den Insekten, sondern schon bei den im ganzen in ihrer Sinnesorganisation tief unter ihnen stehenden Krustern die Hörhaare und Stäbchen der Otocysten zuweilen auf verschiedene Töne abgestimmt zu sein. So beobachtete HENSEN, als er auf das Hörorgan eines Krebses (Mysis) verschiedene musikalische Klänge einwirken ließ, daß je nach der Tonhöhe bald diese bald jene Hörhaare bewegt wurden (Fig. 115)[2].



Fig. 115. Hörorgan eines Krebses (Mysis), nach HENSEN, 70mal vergr. *a* Otolithensack, einen geschichteten Otolithen enthaltend. *b* Hörnerv. Von dem Kranz der Haare, die den Otolithen tragen, ist rechts ein größeres, links ein kleineres abgebildet.

Erst bei den Wirbeltieren erfährt jedoch das paarige Gehörbläschen, das auf seiner frühesten Entwicklungsstufe auch hier noch ganz der Otocyste der Wirbellosen gleichkommt, weitere Gliederungen. Es scheidet sich nun in zwei Organe, die zwar äußerlich verbunden bleiben, dabei aber eine sehr abweichende Struktur und demnach auch wohl eine abweichende Funktion besitzen. Aus der einen Hälfte des durch eine Einschnürung sich teilenden Bläschens wachsen nämlich schon bei den Fischen die in allen Wirbeltierklassen im wesentlichen ähnlich gestalteten Bogengänge hervor; aus der andern Hälfte entwickelt sich die Schnecke, die aber erst bei den Säugetieren ihre vollkommenere Gestalt gewinnt

[1] CHILD, Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. 58, 1894, S. 475 ff.

[2] HENSEN, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 13, 1863, S. 374. Gehör, in HERMANNS Handbuch der Physiol., Bd. 3, II, 1880, S. 107.

(Fig. 116). Hiermit ist die Scheidung des eigentlichen Gehörorgans und des wahrscheinlich zugleich als inneres Tastorgan zu deutenden, dem Tastsinne zuzurechnenden tonischen Sinnesorgans auch äußerlich vollendet. Das letztere zieht sich nun vollständig auf den Apparat der Bogengänge mit Vorhof und Ampullen zurück, während in der Schnecke die den Fasern des Hörnerven angefügten Endapparate eine Ausbildung erlangen, die sie zur gesonderten Übertragung von Schallschwingungen verschiedener Geschwindigkeit auf die Hörnerven fähig macht[1]. Die Einrichtungen, die diesem Zweck dienen, werden wir unten, bei der Schilderung der entwickelten Sinneswerkzeuge, kennen lernen. Für die Ausbildung der Sinnesfunktionen ist aber diese räumliche Sonderung des sogenannten Hörbläschens in zwei verschiedene, wenn auch äußerlich zusammenhängende Organe offenbar auch insofern bedeutsam, als diese Tatsache die aus den anatomischen und physiologischen Eigenschaften der entsprechenden Gebilde der Wirbellosen gezogene Folgerung, daß sie bald ausschließlich innere Tastorgane (Tonusorgane), bald dies und Gehörorgane zugleich seien, bestätigen. Denn in jener äußeren Scheidung, die bei den niederen Wirbeltieren beginnt und sich bei den höheren immer mehr vollendet, wird man nun den morphologischen Ausdruck der eigentlich hier erst eintretenden Differenzierung in zwei Sinnesorgane von spezifisch verschiedener Funktion erblicken dürfen.

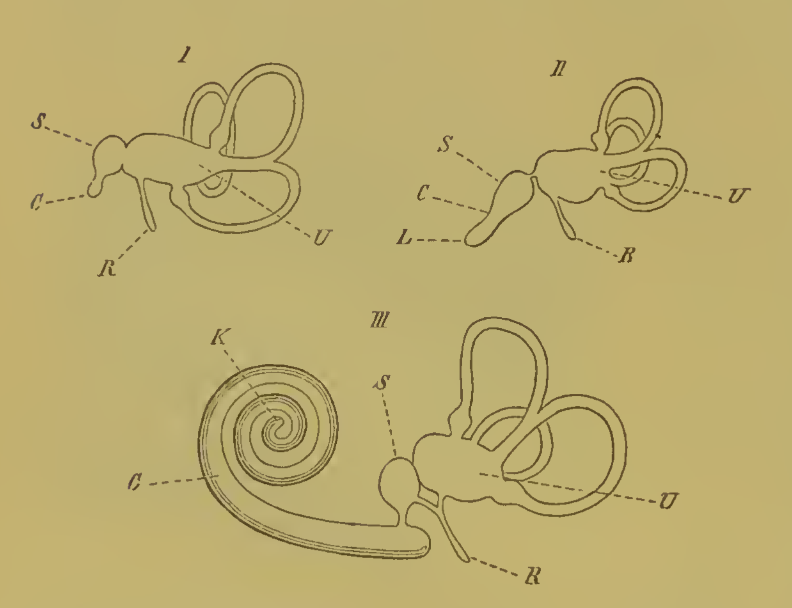


Fig. 116. Entwicklung des Gehörlabyrinths bei den Wirbeltieren, schematisch, nach WALDEYER. *I* vom Fisch, *II* vom Vogel, *III* vom Säugetier. *U* Vorhofsabteilung (Utriculus). *S* Vorhofsabteilung der Schnecke (Sacculus). *C* Schnecke. *L* Ausbuchtung derselben beim Vogel (Lagena). *K* Schneckenkuppel. *R* Ausbuchtung des Vorhofs (Recessus labyrinthi).

[1] WALDEYER, Hörnerv und Schnecke, STRICKERS Gewebelehre, 1871, S. 915. RETZIUS, Das Gehörorgan der Wirbeltiere, I, II, 1881—1884.

c. Entwicklung spezifischer Sehorgane.

Die weitere Entwicklung jener durch Pigmentanhäufungen und lichtempfindliche Sinneszellen gekennzeichneten Stellen des Körpers, die wir als primitive Sehorgane kennen lernten, vollzieht sich in doppelter Weise: erstens indem die Sinneszellen eine regelmäßigere Lagerung annehmen, in der sich ihre funktionelle Zusammengehörigkeit ausspricht, und zweitens indem die einzelnen Elemente selbst eine morphologische Gliederung erfahren, die deutlich auf eine entsprechende funktionelle Differenzierung hinweist. Letzteres geschieht dadurch, daß sich der lichtempfindliche Teil der Sinneszelle von einem andern, der Konzentration des Lichtes dienenden Teil derselben sondert. Dazu kommt dann in der Regel auch noch die Verbindung der Sinneszellen mit Elementen von zentralem Charakter, die als peripher gelagerte Ganglienzellen in die Zusammensetzung des Sehorgans eingehen. Diese letzte Entwicklung ist zugleich an die Ausbildung spezieller optischer Zentren gebunden, deren Differenzierung in der aufsteigenden Tierreihe eine zunehmende Komplikation erkennen läßt. Das Produkt jener beiden ersten Vorgänge, der regelmäßigeren äußeren Anordnung der Sehzellen und ihrer Differenzierung in funktionell gesonderte Teile, ist die Entstehung des zusammengesetzten Auges. Es zeigt seinen Charakter als einheitliches und doch zusammengesetztes Organ am deutlichsten gerade auf den niedrigeren Entwicklungsstufen, wo trotz ihrer funktionellen Verbindung alle einzelnen Elemente noch scharf gesondert bleiben, während bei weiterer Ausbildung, teils durch die völlige Verschmelzung der den dioptrischen Hilfsfunktionen dienenden Elemente zu einheitlichen brechenden Medien, teils durch die engere Verbindung der eigentlichen Sehzellen, der einheitliche Charakter des Sehorganes entschiedener hervortritt. Dies ist denn auch der Grund, weshalb man auf die Organe jener tieferen Stufe den Ausdruck »zusammengesetzte Augen« in einem spezielleren Sinne anzuwenden pflegt.

Die erste Anlage eines solchen zusammengesetzten Auges in der engeren Bedeutung des Wortes haben wir schon in jener Vereinigung zahlreicher becherförmiger Sehzellen zu einem von einer gemeinsamen Pigmenthülle umschlossenen Organ kennen gelernt, wie sie bei gewissen Plattwürmern und andern niederen Wirbellosen vorkommt (Fig. 112). Die vollendetste Form eines zusammengesetzten Auges mit erhalten gebliebener Selbständigkeit seiner Teile findet sich aber beim Insektenauge, welches größte Regelmäßigkeit der Anordnung mit vollkommener Selbständigkeit der einzelnen Elemente verbindet. Die Fig. 117 zeigt ein solches Element in halb schematischer Darstellung. Den Grundstock

dieses Auges bilden je sieben lichtempfindliche Zellen (*r*), Retinula genannt, die durch ihren körnigen Inhalt sich auszeichnen und zentralwärts in einen Nervenfaden übergehen. Vor der Retinula liegen dann noch zwei aus besonderen Zellen entstandene Gebilde, der Kristallkegel (*k*) und die aus zwei Zellen bestehende Cornea (*c z*), die nach außen von den linsenförmig gewölbten Corneafazetten *c* begrenzt wird. Von seiner Nachbarschaft ist jedes solche Element durch Pigmentzellen getrennt, die den Kristallkegel umgeben, und von denen die vorderen lichter, die hinteren, die Retinula begrenzenden, dunkler gefärbt sind (*vp* und *hp*). Alle diese Elemente sind nun, wie die Fig. 118 an einem kleineren schematischen Durchschnitt zeigt, derart regelmäßig angeordnet, daß das ganze Auge ein kegelförmiges Gebilde darstellt, das auf einer konvexen Basis aufsitzt, indes die nach vorn gekehrten Corneafazetten eine aus vielen dicht aneinander stoßenden kleinen Flächen zusammengesetzte Oberfläche bilden. An ihrer Basis sind die Retinulae durch lichte, stiftartige Gebilde (die sogen. Rhabdomene, die zusammen das »Rhabdom« bilden), ebenfalls Ausscheidungspunkte der Sehzellen, in ihrer Lage fixiert (vgl. Fig. 118 und unten Fig. 121); und sodann durchsetzen die aus den einzelnen Retinulae entspringenden Fibrillen eine Schichte von Ganglienzellen *g*, bevor sie sich zu dem optischen Nerven sammeln. Bemerkenswert für die Orientierungsfunktionen eines solchen Auges ist es außerdem noch, daß es bei den höheren Crustaceen (Schizopoden, Stematopoden, Decapoden) auf einem beweglichen Stiele aufsitzt, so daß hier der Drehpunkt beträchtlich hinter dem Auge liegt, somit Retinaelemente und brechende Elemente sich immer im gleichen Sinne bewegen[1].

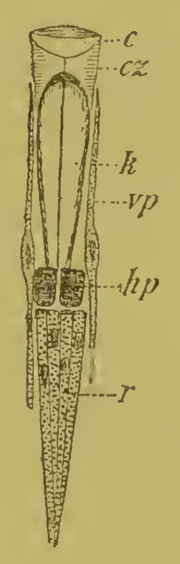


Fig. 117. Ein einzelnes Sehelement vom Insektenauge, etwa 250mal vergr., nach C. ZIMMER. *r* Retinula. *k* Kristallkegel. *cz* Corneazelle. *c* Cornea. *vp* vordere, *hp* hintere Pigmentzellen.

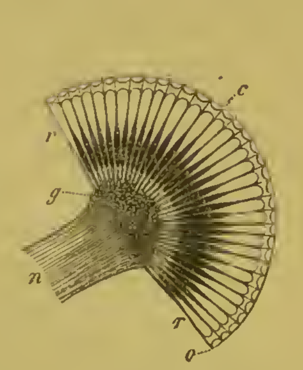


Fig. 118. Schematischer Durchschnitt durch ein zusammengesetztes Insektenauge. *r* Retinulae mit Rhabdomen und Kristallkegel. *c* Corneafazetten. *g* Ganglienzellenschichte. *n* Sehnerv.

---

[1] GRENACHER, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, 1879. S. EXNER, Die Physiologie des fazettierten Auges von Krebsen und Insekten, 1891. C. ZIMMER, Die

Der morphologischen Selbständigkeit, die in dem zusammengesetzten Insektenauge jedes einzelne aus Hornhaut, Kristallkegel und Retinazelle bestehende Sehelement besitzt, entspricht hiernach jedenfalls auch eine gewisse funktionelle Selbständigkeit. Denn jedes Element besteht aus einem besonderen brechenden Apparat, Hornhaut und Kristallstäbchen, der das Licht auf die Retinula konzentriert, und aus einer Sinneszelle, die, in eine einzige Optikusfaser übergehend, in einem gegebenen Moment jedenfalls nur eine Empfindung vermittelt, auf qualitativ verschiedene Reize aber wahrscheinlich mit verschiedenen Empfindungen reagiert. Letzteres ist wohl deshalb anzunehmen, weil alle Sehelemente eines solchen Auges einander gleichen, die Tiere aber offenbar qualitativ verschiedenes Licht unterscheiden[1]. Einen für die funktionelle Sonderung der Sehelemente besonders charakteristischen Bestandteil bilden endlich noch die Pigmentscheiden, die das in einen einzelnen Kristallkegel einfallende Licht von den umgebenden Elementen abblenden, während außerdem vermöge der Einwirkung der Lichtreize auf die Bewegungen des Protoplasma der Pigmentzellen bei der Einwirkung starker Lichtreize eine dichtere Pigmentanhäufung um die Kristallkegel eintritt, so daß sich diese Blendung der Lichtstärke adaptiert. Hieraus ergibt sich von selbst, daß sich das Bild, das ein ausgedehnter Gegenstand in einem solchen Auge entwirft, mosaikartig aus den Bildern seiner einzelnen Teile zusammensetzt, und daß demnach das im Hintergrund des Auges entworfene Bild ebenso orientiert ist wie der Gegenstand im äußeren Raum. Damit hängt eng zusammen, daß das Bild nicht auf einer konkaven, sondern, wie die Fig. 112 zeigt, auf einer konvexen Fläche entworfen wird, und daß, sofern das Auge selbständig beweglich ist, die Bewegungen um einen hinter dem Bilde gelegenen Drehpunkt erfolgen, so daß Bild und Objekt fortwährend gleich orientiert bleiben[2]. Dabei beherrscht ein solches Auge schon in seiner Ruhelage einen um so größeren Teil des Raumes, aus einer je größeren Zahl von Sehelementen es zusammengesetzt ist, weil dadurch nicht bloß die Zahl seiner Bildpunkte, sondern auch, vermöge der kegelförmigen Anordnung der Elemente, der Umfang der Richtungen, aus denen Licht in das Auge eintreten kann, zunimmt.

Gegenüber diesem in seiner Art vollendeten Bau des Insektenauges bieten nun andere Abteilungen der Arthropoden vielfach Augenformen, deren optische Leistungen wahrscheinlich unvollkommener sind, die aber

Facettenaugen der Ephemeriden. Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 63, 1897, S. 236. R. Hesse, Arthropodenaugen, ebend. Bd. 70, 1901, S. 347.

[1] Vitus Graber, Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinns der Tiere. 1884, S. 136.

[2] Vgl. hierzu die Bemerkungen über die Beziehungen zwischen Bildorientierung und Augenbewegung oben in Kap. VI, S. 232.

gleichwohl durch die Bildung eines einzigen brechenden Körpers eine Übergangsstufe darstellen zu dem einheitlichen, nur in seinen regelmäßig geordneten Sinneszellen die zusammengesetzte Beschaffenheit bewahrenden Auge der höheren Tiere. Dahin gehört z. B. das Auge der Arachniden. Es besteht, wie das Insektenauge, aus einer Menge stäbchenförmiger Retinulazellen, deren jede aber nach vorn in eine lichtere Ausscheidung übergeht, an welche sich an der dem einfallenden Lichte zugewandten Seite eine Lage durchsichtiger Zellen anschließt, die man als Glaskörper bezeichnet, und auf der sich von außen ein von der Chitinbe-

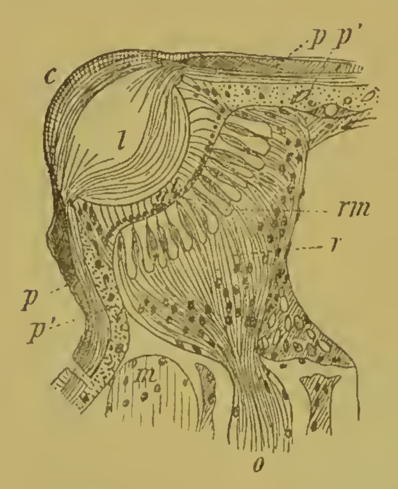


Fig. 119. Schnitt durch das Auge von Acantholopus hispidus, nach PURCELL. *l* Kristallinse. *p* Pigmentzone unter der Cuticula. *c* Cuticula (äußerste Chitinschicht der Körperbedeckung). *p'* Pigmentzellen im Innern des Auges. *gl* Glaskörper. *r* Retinulae. *rm* Rhabdomen derselben. *m* ein durchschnittener Muskel. *o* Nervus opticus.

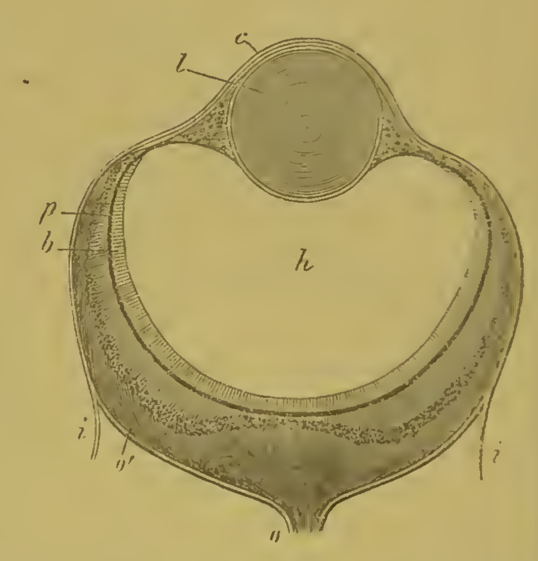


Fig. 120. Auge einer Alciopide, nach GREEFF. *i* Integument, als Hornhaut *c* die Vorderfläche des Auges überziehend. *l* Linse. *h* Glaskörper. *o* Sehnerv. *o'* Ausbreitung desselben. *p* Pigmentschichte. *b* Stäbchenschichte.

deckung des Leibes gebildeter linsenförmiger durchsichtiger Körper, eine Kristallinse, auflagert. Indem es jedoch dieser Linse an allen Einrichtungen zur Einstellung auf verschiedene Entfernungen fehlt, sind die optischen Leistungen eines solchen Auges wahrscheinlich mangelhafter als die des fazettierten Insektenauges. Jedenfalls kann es nur in einer bestimmten, nahen Entfernung relativ deutliche Bilder vermitteln, was aber offenbar bei der Lebensweise der Tiere dem Bedürfnisse genügt (Fig. 119). Das Bild in diesem einen gemeinsamen Kristallkörper besitzenden Auge ist aber nicht mehr ein aufrechtes, sondern ein umgekehrtes. Dem entsprechend bilden auch die dem Kristallkörper zugekehrten Enden der Sehzellen eine konkave Oberfläche, und die Bewegungen des Auges er-

folgen nach der Lage der Muskeln um einen inmittten des Auges gelegenen Punkt[1].

In dieser vom Integument aus erfolgenden Bildung einer den sämtlichen Retinaelementen eines Auges gemeinsamen lichtbrechenden Vorrichtung und in der Aussonderung einer weiteren gemeinsamen Substanz von durchsichtiger Beschaffenheit, eines Glaskörpers, sind nun, so unvollkommen die Einrichtungen auf dieser ersten Stufe noch sind, doch die Grundlagen gegeben, auf denen sich die Bildung aller vollkommeneren Sehorgane erhebt. Schon in der Klasse der Würmer, in deren einzelnen Abteilungen die verschiedensten Entwicklungsformen des Sehorgans bis zu völligem Mangel desselben angetroffen werden, findet sich so bei den im Meere lebenden Alciopiden eine zusammengesetzte Struktur des einfachen Auges, die namentlich durch die mächtigere Entwicklung des Glaskörpers den einfacheren Bau des Arachnidenauges erheblich übertrifft. (Fig. 120). Auch hier wird das Integument an der Stelle, wo es das Auge überzieht, durchsichtig und bildet so eine einfache Hornhaut hinter der die geschichtete Linse liegt. Zwischen ihr und den Retinastäbchen, deren je eines einer Sehzelle entspricht, findet sich aber ein ausgedehnter Glaskörper, der den Umfang des ganzen Auges bestimmt. Von dieser Bildung unterscheidet sich das vollkommenste Auge in der Klasse der Wirbellosen, dasjenige der Cephalopoden, wesentlich nur dadurch, daß sich in ihm die Linse von der Cornea entfernt, wodurch eine vordere Augenkammer entsteht, und daß, im Zusammenhang mit der freieren Beweglichkeit, die so die Linse gewinnt, ein deutlicher ausgebildeter Akkommodationsapparat dieselbe umgibt. Alles dies sind Einrichtungen, die bereits vollkommen dem Wirbeltierauge gleichen. Nur in einer Beziehung erfährt das letztere noch eine wesentliche Metamorphose: in der Anordnung der Retinaelemente. Während diese im Auge aller Wirbellosen nach vorn gekehrt sind, so daß sich die Sehnervenfasern hinten in sie einsenken, bilden im Auge der Wirbeltiere die Nervenfasern die vorderste, zunächst dem Glaskörper benachbarte Retinaschichte. Auch die andern Elemente der Retina erfahren dem entsprechend eine vollständige Umkehrung ihrer Lage, indem von vorn nach hinten auf die Optikusfasern zunächst eine gangliöse Schichte und auf diese die Schichte der Retinastäbchen folgt. An ihnen entspricht dann das innere Glied den Retinulae, das äußere den Kristallstäbchen im Auge der Wirbellosen. Das Pigment endlich lagert sich in zusammenhängender Schicht auf die äußere Fläche der Netzhaut. Obgleich aber diese Umlagerung der Retina-

[1] GRENACHER, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, 1879. F. PLATEAU, Recherches expér. sur la vision chez les Arthropodes. Bull. de l'acad. roy. de Belgique, 3. ser. t. 14, 1887. PURCELL, Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 58, 1894, S. 1.

elemente ein typisches Merkmal aller Wirbeltieraugen ist, gegenüber dem in den Augen der Wirbellosen vorhandenen regulären Verhältnis der Sinneszellen zu ihren Nervenfasern, so findet sich doch gerade bei den niedersten Formen becherförmiger, einfacher Augen, wie sie bei den Plathelminthen und in analoger Form bei dem niedersten Wirbeltier, dem Amphioxus, vorkommen, die Anlage auch zu jener Umkehrung. Denn diese einfachen Augen pflegen die in die Nervenfaser übergehende Öffnung der Sinneszelle dem Lichte zuzuwenden, indes das Pigment und demnach auch der eigentliche Körper der Zelle vom Lichte sich abwendet (Fig. 112). Möglicherweise ist daher die Umkehrung der Lage eine bleibende Wirkung jener Wanderungen des Pigmentes unter dem Einfluß des Lichtes, wie sie als vorübergehende Wirkungen nicht bloß im fazettierten Insektenauge, sondern wahrscheinlich in allen Sehorganen vorkommen.

Die für die Entwicklungsgeschichte der Sehfunktionen überaus wichtige Deutung des zusammengesetzten Insektenauges als eines aus zahlreichen relativ unabhängig funktionierenden Sehelementen bestehenden Organs ist zuerst von J. MÜLLER gegeben worden[1]. Er nannte demnach das durch solche Augen vermittelte Sehen ein »musivisches«, im Unterschiede von dem kontinuierlichen, das durch die mit einem einheitlichen Lichtbrechungsapparat ausgestatteten Augen zustande komme. Späterhin wurde gegen diese Auffassung geltend gemacht, vermöge der linsenförmigen Krümmung der Hornhaut des fazettierten Auges müsse schon jeder einzelne Kristallkegel das Bild eines einigermaßen ausgedehnten Gegenstandes entwerfen[2]. Die morphologische Tatsache, daß jedem Kristallkegel nur eine sehr kleine Zahl von Sehzellen entspricht, sowie der Umstand, daß bei den Krebsen fazettierte Augen ohne Krümmung der Hornhautfazetten vorkommen, widersprechen jedoch dieser Annahme[3]. Physiologisch wird sie überdies dadurch unwahrscheinlich, daß wie EXNER zeigte, das Bild im fazettierten Auge kein umgekehrtes, sondern ein aufrechtes ist, womit zugleich, wie oben bemerkt, die ein Stück einer erhabenen Kugel bildende Anordnung der Retinulae sowie die Bewegungsweise dieser Augen zusammenhängt. Eine weitere Bestätigung bildet die von EXNER beobachtete Pigmentwanderung, aus der sich überdies ergibt, daß je nachdem diese Wanderung eintritt oder nicht, das zusammengesetzte Auge bald, wie das MÜLLER als die Regel angenommen hatte, ein Appositionsbild, bald aber auch ein Superpositionsbild liefert: das erstere, wenn die Hauptmasse des Pigments, wie es im allgemeinen bei mäßiger Lichtstärke der Fall sein wird, seine Ruhelage einnimmt, wobei die Zwischenräume der Kristallkegel relativ pigmentfrei bleiben; das letztere, wenn das Pigment infolge stärkerer Lichtbestrahlung wandert und Scheidewände zwischen den Kristallkegeln bildet. In dem ersten dieser Fälle ist die Absorption durch das Pigment eine geringere, das Licht wirkt

---

[1] J. MÜLLER, Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes, 1826. S. 337.

[2] GOTTSCHE, Archiv für Anatomie und Physiologie. 1852. S. 483.

[3] LEUCKART, Organologie des Auges, in GRAEFE und SAEMISCH, Handbuch der Augenheilkunde. Bd. 2, I, 1885, S. 295.

daher stärker auf die Sehzellen ein. Zugleich muß aber das Bild ein undeutlicheres sein, weil die in die verschiedenen Sehelemente eindringenden Strahlen weniger voneinander geschieden werden. Es entsteht so eine der Empfindung schwacher Lichtreize zugute kommende, aber die deutliche Bildauffassung hindernde Superposition der Bilder. Werden umgekehrt durch die infolge der Lichtbestrahlung erfolgende Pigmentwanderung die einzelnen Sehelemente durch Pigment schärfer geschieden, so werden die von den einzelnen Kristallkegeln entworfenen Bilder lichtschwächer, aber deutlicher gesondert sein: das Bild ist nun, dem Charakter des »musivischen Sehens« entsprechend, mehr ein Appositionsbild. Es ist klar, daß im allgemeinen der Vorgang zwischen diesen beiden Extremen eine gewisse Mitte einhalten wird, daß er aber beim Sehen in die Ferne wegen der geringen Lichtstärke ferner Gegenstände mehr dem Superpositionsbild, beim Sehen in der Nähe dem Appositionsbild entsprechen wird, was zugleich dem vorzugsweise bei nahen Objekten bestehenden Bedürfnis der deutlichen Unterscheidung entgegenkommt.

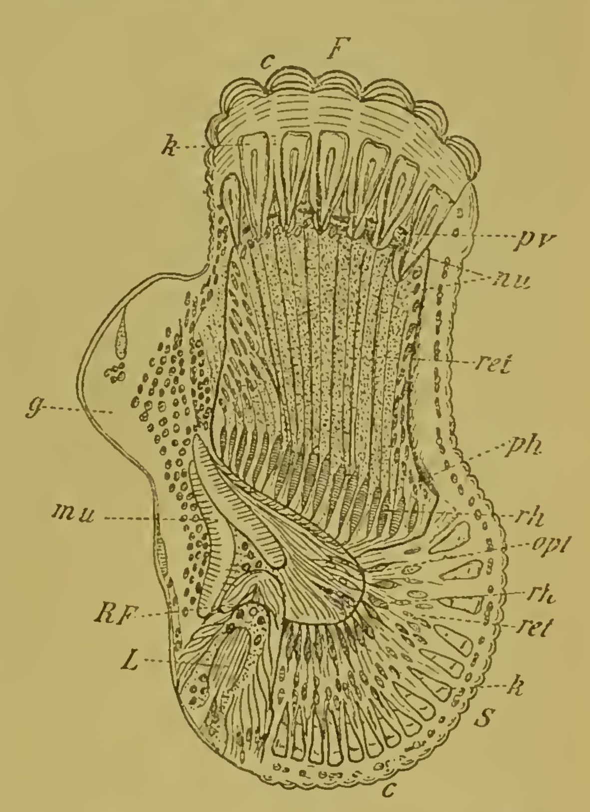


Fig. 121. Horizontalschnitt durch das Auge eines Tiefseekrebses (Stylocheiron mastigophorum), nach CHUN, etwa 100mal vergr. *F* Frontauge. *S* Seitenauge. *c* Hornhautfazetten. *k* Kristallkegel. *ret* Retinulae. *rh* Rhabdomen. *g* Ganglienzellen. *pv* vorderes Pigment. *ph* hinteres Pigment (tapetum). *nu* Kerne der Sehzellen. *mu* Augenmuskeln. *opt* Optikusfasern. *L* Leuchtorgan. *RF* Reflektor des Leuchtorgans.

Einen Beleg zu diesen aus den phototropischen Pigmentwanderungen sich ergebenden Folgerungen über die Lichtadaptation des Arthropodenauges bilden gewisse Crustaceen der Tiefsee, bei denen die besonderen Lebensbedingungen eine solche Differenzierung der Adaptationseinrichtungen für Ferne und Nähe bewirkt haben, daß sich das Sehorgan selbst in zwei Augen geschieden hat: in ein dem Fernsehen dienendes Frontauge (*F* Fig. 121), und in ein dem Nahesehen dienendes, wahrscheinlich besonders beim Ergreifen und Verzehren der Nahrung in Anwendung kommendes Seitenauge (*S*). Beide Augen sind, wie stets die Augen der die dunkeln Tiefen des Meeres bewohnenden Tiere, sehr arm an Pigment, unterscheiden sich aber darin wesentlich von einander, daß das Frontauge weit längere Kristallkegel besitzt, eine Eigenschaft, die der Superposition der Lichtstrahlen zugute kommen muß, während das Seitenauge die entgegengesetzte Eigenschaft hat und überdies bei den der Oberfläche näher lebenden Formen pigmentreicher ist. Dabei wird dann aber noch die geringere Lichterregung bei diesem Seitenauge durch eine andere

Anpassung kompensiert, nämlich dadurch, daß sich in dichter Nähe desselben eines jener Leuchtorgane entwickelt hat, die bei den Tieren der Tiefsee weit verbreitet als spezifische Metamorphosen der Hautorgane, namentlich der Hautdrüsen, vorkommen (*L* Fig. 121), und die, ähnlich wie im allgemeinen die Bewegungs- und die Akkommodationsapparate, hier als Hilfsorgane des Gesichtssinnes funktionieren[1].

3. Struktur und Funktion der entwickelten Sinneswerkzeuge.

Je vollkommener sich die einzelnen Sinneswerkzeuge entwickelt und ihren spezifischen Leistungen angepaßt haben, um so mehr verlieren sich natürlich die Spuren ihres gemeinsamen Ursprungs aus dem Hautsinnesorgan. Nur die Entwicklungsgeschichte bewahrt diese Spuren in der Entstehung aller Sinnesapparate aus der äußeren Keimschichte, dem Ektoderm (S. 64). Indem sich aber aus der gleichen Anlage auch das Nervensystem entwickelt, bietet schon der verschiedene Anteil, den die in die äußeren Sinnesapparate hineinwachsenden zentralen Elemente an der Konstitution der verschiedenen Sinneswerkzeuge nehmen, den Anlaß zu einer weitgehenden Divergenz der Entwicklungen. Diese wird dann überdies noch durch die mannigfach abweichenden Umbildungen verstärkt, welche die aus der Körperbedeckung in die Konstitution der Sinnesorgane eingehenden Elemente infolge jener verändernden Einwirkungen der äußeren Reize erfahren, die man als »Anpassung an den Reiz« zu bezeichnen pflegt. So sehr es nun für das Verständnis der einzelnen Sinnesfunktionen erforderlich ist, den auf diese Weise sich ausbildenden besonderen Eigentümlichkeiten der Struktur nachzugehen, so unerläßlich ist es auf der andern Seite im Interesse des psychophysischen Problems der Beziehungen zwischen Empfindung und Reiz, jenen gemeinsamen Ausgangspunkt aller Sinnesentwicklung nicht aus dem Auge zu verlieren. Neben den spezifischen Eigenschaften, die jedes der Sinneswerkzeuge in der Anpassung seiner Einrichtungen an die besonderen Sinnesreize erkennen läßt, wird darum hier stets zugleich die im Hintergrund stehende Frage zu erwägen sein, wie sich diese Eigenschaften aus den allgemeinen des Hautsinnesorgans mutmaßlich entwickelt haben. Darum werden bei der Schilderung der speziellen Einrichtungen der Sinneswerkzeuge des Menschen und der höheren Tiere notwendig die im vorangegangenen entworfenen Umrisse der allgemeinen Entwicklung der Sinnesfunktionen die leitenden Gesichtspunkte hergeben müssen. Dabei werden wir uns übrigens, wie dort, so auch hier, auf die Betrachtung der unmittelbar der Transformation der äußeren Reize in die Sinneserregungen dienenden Einrichtungen be-

[1] Chun, Atlantis. Biblioth. zoologica, Bd. 7, 1896, S. 193 ff.

schränken. Hinsichtlich der Bildung der mannigfachen Hilfsapparate dagegen, die namentlich die Funktionen der höheren Sinnesorgane, Auge und Ohr, unterstützen, muß auf die anatomischen Darstellungen verwiesen werden.

Wir gehen aus von der Betrachtung desjenigen Sinnes, der sich noch bei den höheren Tieren die Bedeutung eines allgemeinen insofern bewahrt hat, als er nicht bloß über die ausgebreitetste Sinnesfläche verfügt, sondern auch allein eine größere Zahl disparater Empfindungsqualitäten, Schmerz, Druck, Kälte, Wärme, in sich schließt. Ihm zugeordnet sind diejenigen inneren Empfindungen, die, den Druckempfindungen verwandt, in bestimmten inneren Organen, in den Gelenken, Sehnen und Muskeln, ihren Sitz haben, und die wir oben (S. 422) als innere Tastempfindungen bezeichnet haben. Dagegen sollen jene vielleicht ebenfalls dem Hautsinn zunächst verwandten Sinneserregungen, die bei der sensorischen Regulierung des Gleichgewichts und der Bewegungen des Körpers eine wichtige Rolle spielen, und denen, neben dem eigentlichen Tastorgan, speziell die tonischen Sinnesapparate dienen, wegen ihrer nahen morphologischen Beziehungen im Zusammenhange mit dem Gehörorgan besprochen werden. Wo der Sinnesapparat des Menschen besondere, für die menschliche Sinnesentwicklung bedeutsame Eigenschaften darbietet, da wird derselbe der folgenden Schilderung zunächst zur Grundlage dienen. Wo sich dagegen aller Wahrscheinlichkeit nach spezifische Unterschiede nicht vorfinden, wohl aber bei andern Wirbeltieren bestimmte Strukturverhältnisse leichter zugänglich oder genauer erforscht sind, da werden wir diese zu Hilfe nehmen.

a. Hautsinnesorgane und Endgebilde des inneren Tastsinns.

In der äußeren Haut lassen die sensibeln Nerven eine dreifache Endigung unterscheiden: erstens eine freie zwischen den Zellen der Oberhaut, zweitens eine solche im Innern einzelner tiefer liegender Oberhautzellen, und drittens eine solche in Apparaten von mehr oder minder zusammengesetzter Beschaffenheit, die aber sämtlich darin übereinstimmen, daß die Zellen des unter der Haut gelegenen Bindegewebes ihr Substrat bilden.

Wahrscheinlich gilt die Form der freien Endigung für die große Mehrzahl der sensibeln Nerven. Unmittelbar vor ihrer Endigung pflegen sich die Nervenfasern in feine, einen Terminalplexus bildende Fibrillen zu spalten (Fig. 122). Beim Menschen sind diese freien Nervenendigungen hauptsächlich im Hornhautepithel des Auges sowie an andern durch ein zarteres Epithel ausgezeichneten Körperstellen nachzuweisen. Es kann aber wohl keinem Zweifel unterliegen, daß sie auch bei ihm von ganz

allgemeiner Verbreitung sind, und daß diese die Zwischenräume zwischen den oberen Epidermiszellen erfüllenden Terminalfasern nirgends in die Zellen eindringen, sondern frei endigen, so daß also die äußere Haut und die an sie angrenzenden als Tastorgane dienenden Schleimhautteile äußeren Reizen eine Fläche darbieten, auf der überall die Nervenfasern selbst unmittelbar, nicht erst durch die Dazwischenkunft besonderer Aufnahmeapparate erregt werden können[1].



Fig. 122. Endigung sensibler Nerven in der Haut von Salamandra maculosa, nach G. RETZIUS. *h* Cuticula. *ep* Epidermiszellen. *n* Nervenbündel.

Spärlich nur scheint die zweite Endigungsform der Tastnerven, diejenige im Innern einzelner, tiefer gelegener Oberhautzellen vorzukommen. Diese in der Regel durch eine bedeutendere Größe ausgezeichneten Epithelzellen, nach ihrem Entdecker MERKELsche Tastzellen genannt, enthalten in ihrer dem eindringenden Nervenfaden zugewandten Seite eine schalenartige Verdickung, den sogenannten Tastmeniscus, in welchen der Nervenfaden unmittelbar übergeht (Fig. 123 *t*). Über die Verbreitung dieser Endigungsform ist man noch unsicher. Sie ist hauptsächlich an einzelnen, sehr empfindlichen Hautteilen gewisser Tiere, z. B. am Schweinsrüssel, nachgewiesen. Zwar ist auch sonst in der Haut der Tiere und des Menschen da und dort ein Eindringen von Fibrillen in Oberhautzellen beobachtet worden. Doch bleibt diese Endigungsform in allen den Fällen zweifelhaft, wo das Vorkommen eines Tastmeniscus nicht konstatiert wurde[2].

[1] TH. W. ENGELMANN, Die Hornhaut des Auges, 1867. IZQUIERDO, Beiträge zur Kenntnis der Endigung der sensibeln Nerven, 1879. G. RETZIUS, Biologische Untersuchungen, N. F. Bd. 2, 1891.

[2] FR. MERKEL, Über die Endigungen der sensibeln Nerven in der Haut der Wirbeltiere, 1880. SZYMONOVICZ, Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 45, 1895.

Die dritte Endigungsweise zeigt mannigfache, zum Teil erheblich voneinander abweichende Formen, die aber sämtlich darin übereinstimmen, daß sich eine größere Menge feiner Nervenfasern vereinigt, um in einer der Einwirkung äußerer Reize besonders zugänglichen Lagerung zu endigen. Am deutlichsten tritt diese Begünstigung der Tastreize an den bei den Säugetieren die Nervenwurzeln umspinnenden Terminalnetzen hervor, wo einerseits die Hebelwirkung des Haares bei der Berührung desselben, anderseits die Menge der umspinnenden Nervenfasern die Wirksamkeit der Druckreize beträchtlich erhöhen muß. Dabei ist es bemerkenswert, daß man, wenngleich spärlich, in der Reihe der Haarnervennetze auch Endigungen in Tastmenisken beobachtet hat (Fig. 123).

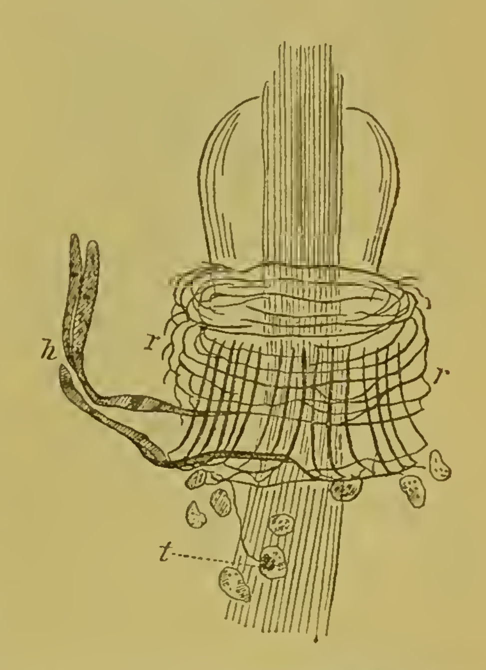


Fig. 123. Nervenendigung an einem Haar der weißen Maus, nach SZYMONOVICZ. *h* Nervenfasern. *r* Endnetz um den Anfang des Haarschafts. *t* einzelne Endigung in einer MERKELschen Tastzelle.

Eine Reihe weiterer Endigungen schließt sich an die Metamorphose von unter der Oberhaut gelegenen Bindegewebszellen an. Hier pflegen die Nervenfasern in eine mehr oder minder vergrößerte Bindegewebszelle einzudringen, um entweder als freie Endbüschel oder in der Form von Terminalnetzen zu endigen. Das erstere tritt am deutlichsten bei den in der Wachshaut des Entenschnabels gefundenen GRANDRYschen Körperchen hervor: eine Nervenfaser breitet sich zwischen zwei oder mehr vergrößerten Bindegewebszellen aus, deren jede ein einem Tastmeniscus ähnliches Körperchen enthält (Fig. 124). Bei Behandlung mit geeigneten färbenden Reagentien zeigt es sich, daß eine Nervenfaser in die Zelle eindringt und auf dem Meniscus in einer büschelförmigen Verzweigung endet (Fig. 125). Die GRANDRYschen Körper verhalten sich demnach, abgesehen von dem verschiedenen Ursprung und der verschiedenen Lage der Zellen, in welche die Endfibrillen eindringen, sehr ähnlich den MERKELschen Tastzellen[1].

Kompliziertere Typen solcher zu Tastapparaten umgebildeter Bindegewebselemente bieten die KRAUSEschen Endkolben, die MEISSNER-

[1] SZYMONOVICZ, Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 48, 1897, S. 329. Lehrbuch der Histologie, 1901, S. 298 ff.

schen Tastkörper und die VATERschen oder PACINIschen Körper dar. Unter ihnen nähern sich die Endkolben, die man beim Menschen namentlich in der Bindehaut des Auges findet, noch am meisten den GRANDRYschen Körperchen. Jeder derselben besteht aus einer von einer Bindegewebshülle umgebenen, dicht unter dem Epithel gelegenen Kapsel,

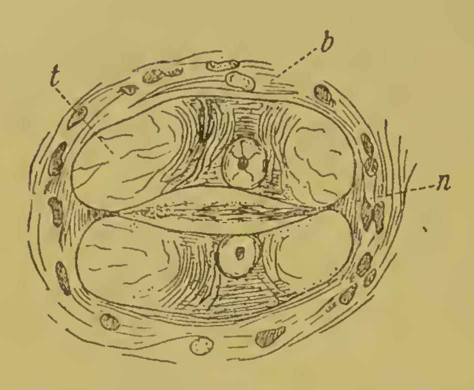


Fig. 124. GRANDRYsche Tastkörper aus der Wachshaut des Entenschnabels, nach SZYMONOVICZ. Ein aus zwei Zellen bestehender Körper im Durchschnitt. *b* Bindegewebskapsel. *t* Tastmeniscus. *n* Nervenfasern.

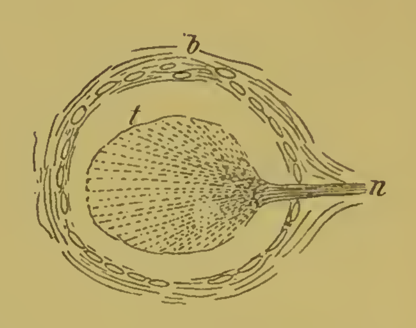


Fig. 125. Tastmeniscus eines GRANDRYschen Körpers, mit Goldchlorid behandelt, nach SZYMONOVICZ. *b* Bindegewebskapsel. *t* Tastmeniscus. *n* Nervenfasern.

in welche eine oder mehrere Achsenfasern eindringen, um in dem dickflüssigen Inhalt der Kapsel, der aus dem Protoplasma miteinander verschmolzener Zellen hervorgegangen ist, in einem dichten Knäuel zu enden (Fig. 126). Zuweilen sollen aus diesem Knäuel auch Nervenfasern zu benachbarten Endkolben treten[1]. Komplizierter sind die MEISSNERschen Tastkörper gestaltet, die vorzugsweise auf der Tastfläche der äußeren Haut, beim Menschen z. B. besonders zahlreich an den Fingerspitzen, vorkommen. Sie bestehen aus einer Kapsel, die von zahlreichen Zellen erfüllt ist, welche aber komprimiert und verklebt sind, so daß nur noch ihre Kerne deutlich unterscheidbar bleiben. Mehrere markhaltige Nervenfasern dringen in das Innere eines solchen Kolbens ein, und meist scheint sich auf je einer Tastscheibe auch eine Nervenfibrille auszubreiten (Fig. 127)[2]. Eine letzte Form solcher Endapparate sind endlich die VATER-PACINIschen Körper. Sie bilden die voluminöseste, oft über 2 mm in ihrer Länge erreichende Form sensibler Apparate und finden sich hauptsächlich in tiefer gelegenen Teilen, unter der Haut, außerdem



Fig. 126. Endkolben aus der Bindehaut des Auges, vom Menschen, nach KÖLLIKER.

[1] DOGIEL, Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 37, 1891, S. 602.
[2] DOGIEL, ebend. S. 182.

im Mesenterium, in den Gelenkkapseln. Jeder derselben bildet ein mehrschichtiges Kapselsystem, in dessen Innerem ein von einem Nervenfaden durchzogener Kanal sich befindet. Der Nervenfaden teilt sich zuletzt in mehrere, oft in zahlreiche Fibrillen, die schließlich in Endknospen auslaufen (Fig. 128)[1].

Die Bedeutung der geschilderten Endapparate für die durch das Hautsinnesorgan und die tieferen zum Tastgebiet gehörigen Teile ver-

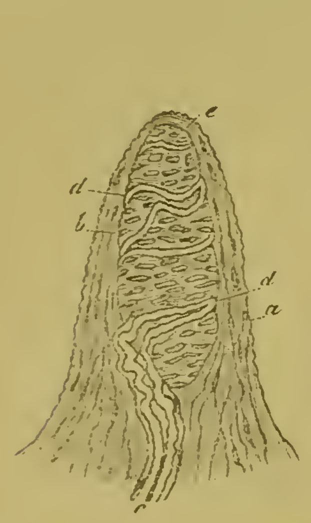


Fig. 127. Hautpapille mit Tastkörperchen vom Menschen, nach KÖLLIKER. *a* Rindenschichte der Papille, aus Bindesubstanz mit feinen elastischen Fasern bestehend. *b* Tastkörperchen, mit queren Kernen besetzt. *c* zutretende Nervenstämmchen. *d* Nervenfasern, die das Körperchen umspinnen. *e* scheinbares Ende einer solchen.

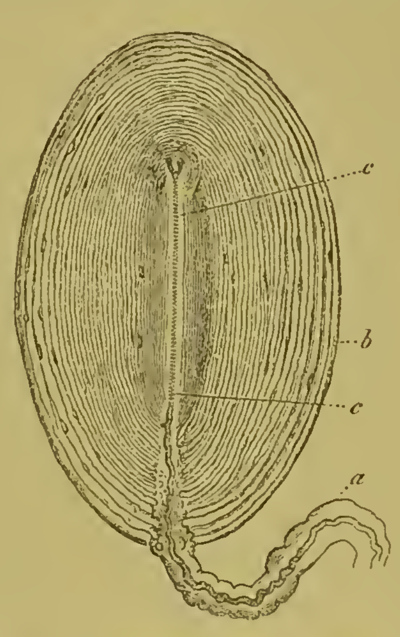


Fig. 128. VATERscher Körper aus dem Gekröse der Katze, nach H. FREY. *a* Nerv mit seiner Hülle. *b* Kapselsysteme des Körpers. *c* Achsenkanal, in welchem die Nervenfaser endigt.

mittelten Empfindungen ist noch vielfach unsicher, da uns kaum direkte Hilfsmittel zur isolierten Reizeinwirkung auf die einzelnen Gebilde, noch viel weniger solche zur Untersuchung der in ihnen durch den Reiz eingeleiteten Vorgänge zu Gebote stehen. Die einzige Grundlage zu irgend welchen Schlußfolgerungen bleibt daher die Vergleichung der Ergebnisse, welche die physiologischen Versuche über die Reizbarkeit der einzelnen

[1] Über die mannigfachen Abweichungen in der Form dieser Endigung vgl. die Abbildung von AXEL KEY und RETZIUS, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes, Bd. 2, 1876, Tafel XXVIII. Eine spezielle Form der VATERschen Körper sind die sogenannten HERBSTschen Körperchen, die neben den GRANDRYschen Zellen in der Wachshaut des Entenschnabels vorkommen. Vgl. über dieselben SZYMONOWICZ, Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 48, 1897, S. 347.

Hautpunkte liefern, mit der anatomischen Verbreitung der verschiedenen Formen, sowie das was sich den Strukturverhältnissen der einzelnen Gebilde entnehmen läßt. Hält man sich, ohne Voreingenommenheit für irgendwelche herrschende Hypothesen, an diese Gesichtspunkte, so scheinen sich nur für zwei unter den vier dem Hautsinnesorgan zukommenden Empfindungen, für Schmerz und für Druck, die Beziehungen zu bestimmten Arten der Nervenendigung unzweideutig zu ergeben. In Anbetracht des Umstandes nämlich, daß die Schmerzempfindung zwar zuweilen auch bei stärkerer Reizung tiefer liegender Teile entstehen kann, aber doch vorzugsweise und schon bei verhältnismäßig geringen Reizstärken besonders bei der Reizung distinkter, sehr oberflächlich gelegener Punkte der Haut ausgelöst wird, scheint alles dafür zu sprechen, daß nicht besondere Endapparate, sondern die Nervenendigungen zwischen den oberflächlichen Oberhautzellen selbst (Fig. 122) die Orte der Schmerzerregung sind. Dem steht die Tatsache, daß es, wie wir unten (in Kap. X) sehen werden, bestimmte Schmerzpunkte gibt, zwischen denen ganze Hautstrecken gar keinen oder nur auf tiefer eindringende Reize Schmerz zeigen, durchaus nicht im Wege, da das in Fig. 122 dargestellte Terminalnetz ziemlich weite Maschen zwischen sich frei läßt. Es besteht also die größte Wahrscheinlichkeit dafür, daß die distinkten Schmerzpunkte solche Punkte sind, an denen ein eindringender Reiz nahe an der Oberfläche direkt einen feinen Faden des Terminalnetzes trifft. Auch die Beobachtung, daß einzelne der Schmerzpunkte reizbarer sind als andere, läßt sich damit wohl in Einklang bringen, da die Reizbarkeit einer Endfibrille immer in einem gewissen Grade von ihrer Lage abhängig sein wird. Ähnlich kann über diejenigen Endgebilde, die in der Haut des Menschen und der höheren Tiere in spezifischer Weise der Einwirkung der Druckreize angepaßt sind, kaum ein Zweifel bestehen. Da sich an den vorzugsweise tastempfindlichen Stellen die MEISSNERschen Tastkörper in besonders dichter Menge finden, so werden vor allem diese als Organe der Druckempfindungen gelten dürfen. Neben ihnen haben aber sichtlich auch die die Haarbälge umspinnenden Fibrillennetze (Fig. 123) eine analoge Bedeutung, da die Haarwurzeln ebenfalls besonders druckempfindliche Punkte sind, und da überdies, wie M. VON FREY feststellte, das Verhältnis zwischen Tastkörpern und Haarwurzelnetzen ein solches ist, daß die Tastkörper nur an unbehaarten Stellen der Haut vorkommen[1]. Damit ist zugleich eine gewisse Wahrscheinlichkeit für die Art, wie die Druckreize auf diese Gebilde einwirken, und für die Rolle, welche die

[1] M. VON FREY, Untersuchungen über die Sinnesfunktionen der menschlichen Haut. I, Abh. der Sächs. Ges. der Wiss., Math.-phys. Kl., Bd. 13, 1896, S. 177.

Endorgane selbst bei dieser Einwirkung spielen, gegeben. Da nämlich die Nervennetze der Haare jeder zwischen den Endfibrillen und den Druckreizen eingeschalteten Zwischenapparate entbehren, während dagegen ebensowohl ein einwirkender Reiz durch die Hebelwirkung des Haares, wie die Empfindlichkeit für denselben durch die Übertragung auf zahlreiche Nervenfasern verstärkt wird, so scheint hier allen Bedingungen genügt zu sein, welche die Übertragung leiser Reize auf die Nerven selbst begünstigen, ohne daß Zwischenorgane und ihnen entsprechende Transformationen des Reizes vor seiner Einwirkung auf den Nerven in Betracht kommen. Geht man hiervon aus, so wird nun auch die Einrichtung der MEISSNERschen Tastkörper in analogem Sinne mechanisch verständlich, nur daß hier die Übertragung der Druckreize auf die Nervenfibrillen derart vermittelt wird, daß keine Hebelwirkung, sondern bloß eine Verstärkung der Reizbarkeit mittels der Superposition zahlreicher empfindender Punkte stattfindet. Dies scheint nach den Beobachtungen von DOGIEL dadurch erreicht zu sein, daß sich in jeder der übereinander geschichteten Tastscheiben, in welche der Tastkörper zerfällt, ein Achsenzylinder in seine Endfibrillen auflöst. Neben der so stattfindenden Addition der Druckreize dürften dann außerdem die äußeren Schichten der Tastkörper, ähnlich wie in anderer Weise die Haare, Schutzgebilde darstellen, welche die Einwirkung von sonstigen Reizen, besonders Schmerzreizen, hindern. Denn die Beobachtung zeigt, daß trotz der zahlreichen in der Haut vorkommenden schmerzempfindlichen Punkte gerade die Tastpapillen erst auf tiefer eindringende Reize mit Schmerz reagieren. Nun hat man allerdings gegen diese Auffassung der Tastkörper als mechanischer Hilfsapparate eingewandt, die Reizbarkeit der Druckpunkte übertreffe diejenige der bloßgelegten sensibeln Nerven um mehr als das hundertfache, und bei dauernder Reizeinwirkung auf dieselben entstünden dauernde Empfindungen, die sogar, nachdem der Reiz vorübergegangen ist, noch einige Zeit nachwirkten, was alles bei der direkten Reizung des Nerven nicht zutreffe[1]. Aber die Vervielfältigung der Reizung und die Ausbreitung des Drucks in dem Tastkörper erklären, gerade wenn man diesen als einen Zwischenapparat im mechanischen Sinne auffaßt, vollkommen jene Eigenschaften, während dabei doch zugleich begreiflich wird, daß die Nachwirkung der Reize hier eine sehr viel kürzere ist als bei den chemischen Sinnen, indem intermittierende Tastreize noch unterschieden werden, wenn ihre Intervalle nur sehr kleine Bruchteile einer Sekunde betragen. Beruhte der Reizungsvorgang, wie VON FREY annimmt,

[1] M. VON FREY und F. KIESOW, Zeitschr. für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane, Bd. 20, 1899, S. 126.

auf der Auslösung eines chemischen Prozesses innerhalb des Tastkörpers, so würden nicht nur jene Einrichtungen zur Multiplikation der Reizeinwirkungen unverständlich bleiben, sondern es würde auch zu erwarten sein, daß die Nachwirkung den viel bedeutenderen Zeitwerten, die wir beim Geruchs-, Geschmacks- und Gesichtssinn beobachten, wenigstens einigermaßen nahe käme[1]. Zudem scheint es, wenn die Nervennetze der Haarpapillen und die Tastkörper Organe gleicher Art sind, die gewissermaßen stellvertretend für einander eintreten, kaum wahrscheinlich, daß in beiden Fällen ganz verschiedene Formen der Reizwirkung vorliegen. Wo endlich sowohl die Haare wie die Tastkörper fehlen, oder wo die letzteren sehr weit voneinander entfernt sind, da ist zwar die Druckempfindlichkeit eine viel geringere und auch in ihrer Qualität etwas veränderte, aber sie fehlt keineswegs, und sie läßt sich immerhin noch bei so schwachen Druckreizen nachweisen, daß eine Fortpflanzung der Erregung auf die nächsten Tastkörper oder Haarpapillen ausgeschlossen scheint. Alle diese Tatsachen dürften die Annahme von spezifischen Endorganen, ohne die überhaupt keine Druckempfindung zustande komme, in hohem Grade unwahrscheinlich machen.

Von den andern Organen des Tastsinns zeigen die Endkolben und die VATER-PACINIschen Körperchen in ihrer Struktur eine unverkennbare Analogie mit den MEISSNERschen Tastkörpern. Auch legen die Verhältnisse ihrer Verbreitung die Annahme nahe, daß sie ebenfalls Organe der Druckempfindung sind, die teils eine verstärkte Wirkung der Druckreize, teils einen Schutz gegen andere Einwirkungen, namentlich gegen Schmerzreize, gewähren. So finden sich in der gegen leise Berührungen sehr empfindlichen Conjunctiva des Menschen keine Tastkörper, dafür aber zahlreiche Endkolben. Die VATERschen Körper sind tiefer liegende Gebilde, die in besonders großer Menge in den Gelenken und Sehnen vorkommen, in Teilen also, die bei den Bewegungen und Stellungen der Glieder innere Druckempfindungen vermitteln. Diese dürften zwar in ihrer Qualität etwas von den Druckempfindungen abweichen, im allgemeinen scheinen sie aber doch dem gleichen Empfindungssystem anzugehören.

Kann über die Substrate der Schmerz- und der Druckempfindungen,

---

[1] M. VON FREY, Untersuchungen über die Sinnesfunktionen der menschlichen Haut. Abhandl. der Sächs. Ges. der Wiss., Math.-phys. Kl., Bd. 23, 1896, S. 258. Da die Entstehung der Druckempfindung an die Deformation der Haut gebunden ist, so nimmt VON FREY an, der gesteigerte osmotische Druck bewirke im Tastkörperchen die chemische Zersetzung, die als der eigentliche Reiz wirke. Diese Theorie ließe eine Nachdauer der Reizung erwarten, die mindestens derjenigen der Geschmacks- oder Lichtreize gleichkäme. In Wirklichkeit ist aber diese Nachdauer höchstens halb so groß wie die der Nachbilder. Vgl. oben S. 366 und unten Kap. X, 1, wo auch erst die weiteren, aus den speziellen funktionellen Verhältnissen sich ergebenden Gesichtspunkte erörtert werden können.

abgesehen von den ihnen gegebenen Deutungen kaum mehr ein erheblicher Zweifel herrschen, so befinden wir uns dagegen hinsichtlich derjenigen Einrichtungen, welche Kälte- und Wärmeempfindungen bewirken, noch sehr im Dunkeln. Man könnte etwa denken, die MERKELschen Tastzellen (Fig. 123 *t*), die am meisten von den typischen Formen der Druckorgane abweichen, seien Temperaturapparate. Aber unsere Kenntnis ihrer Verbreitung ist viel zu unvollkommen, um dieser Vermutung irgend einen Grad von Wahrscheinlichkeit zu geben; und wenn auch, gerade so wie bei den Druckempfindungen, bestimmte Punkte der Haut für Kältereize, andere für Wärmereize besonders empfindlich sind, so läßt sich daraus doch auf spezifische Wärme- und Kälteorgane um so weniger mit Sicherheit schließen, als in diesem Fall vielfach Erscheinungen vorkommen, welche die absolute Trennung der betreffenden Punkte zweifelhaft erscheinen lassen[1]. Was hier am ehesten an spezifische Apparate denken läßt, die nicht bloß als Übertragungsorgane funktionieren, das ist der Umstand, daß die reizempfindlichen Punkte auch auf andere Reize, auf mechanische, elektrische, ja die Kältepunkte unter Umständen sogar auf Wärme, in der ihnen eigenen Qualität reagieren. Trotzdem scheint es voreilig, wenn man auf Grund dieser rein physiologischen Tatsachen ohne weiteres bestimmte anatomische Substrate voraussetzt. Solange diese nicht nachgewiesen sind, bleibt immer die Möglichkeit, daß die Erscheinungen der sogenannten Kälte- und Wärmepunkte auf lokalen Bedingungen der Nervenreizung beruhen, die mit spezifischen Organen gar nichts zu tun haben; und je mehr gegenwärtig die Endigungsweisen der Hautnerven durchaus nicht mehr als eine absolute terra incognita gelten dürfen, um so mehr gewinnt dieser zweite mögliche Fall an Wahrscheinlichkeit. Es könnte z. B. sehr wohl sein, daß die Empfindungen der Kälte und Wärme durch eine Gefäßnervenreizung hervorgerufen würden, worauf dann erst indirekt, infolge der bei der Kälte stattfindenden plötzlichen Kontraktion der kleinsten Arterien und bei der Wärme erfolgenden Erweiterung derselben, die aufgehobene Blutzufuhr die Kälte-, die vermehrte die Wärmeerregung in den Nerven auslöste. Damit würden zugleich die wechselnden Temperaturempfindungen im Frost- und Hitzestadium des Fiebers verständlich. Denn im Froststadium empfinden wir Kälte, obgleich die Temperatur der Haut in der Regel nicht herabgesetzt, sondern erhöht ist, spezifische Temperaturorgane also mit Wärmeempfindung reagieren müßten. Was hier regelmäßig die Temperaturempfindungen begleitet, das ist aber bei der Kälte die Kontraktion, bei der Wärme die Erweiterung der kleinsten Arterien. Aus

[1] Vgl. das Nähere hierüber unten Kap. X, 1.

dieser Annahme einer vasomotorisch bewirkten Erregung würde sich aber nicht nur erklären, daß neben den thermischen auch mechanische oder elektrische Reize die gleichen Empfindungen hervorbringen können, sondern es würde auch die Tatsache, daß die sogenannten Wärmepunkte schwerer und langsamer als die Kältepunkte ansprechen, nebst noch manchen andern, später zu erwähnenden Beobachtungen begreiflich werden. Denn alle diese Erscheinungen des Eintritts und Verlaufs der Temperaturempfindungen stimmen mit den entsprechenden Erscheinungen der vasomotorischen Erregung bis ins einzelnste überein[1].

Nimmt man alles zusammen, was sich tatsächlich über die Eigenschaften des Hautsinnesorgans und seiner Ergänzungen durch die inneren Tastorgane feststellen läßt, so hat demnach dieses Sinnesgebiet offenbar auch hinsichtlich der in ihm vereinigten besonderen Einrichtungen den Charakter eines allgemeinen Sinnes, bei welchem die Differenzierung der Funktionen zwar in der Ausbildung einzelner Hilfsapparate zum Ausdruck kommt, wo aber doch schließlich die dem Gesamtorgan zugehörenden Empfindungsnerven noch sehr verschiedene Reize aufnehmen, um je nach der Beschaffenheit derselben qualitativ abweichende Empfindungen zu vermitteln. Die Verhältnisse des Hautsinnesorgans selbst bieten daher keine zureichenden Anhaltspunkte, um die zuweilen wie ein feststehendes Dogma ausgesprochene Behauptung zu rechtfertigen, ein Hautnerv müsse aus Bestandteilen zusammengesetzt sein, denen an und für sich ganz verschiedenene Empfindungsfunktionen zukommen, so daß Druck, Schmerz, Kälte, Wärme jedes an besondere Nervenfasern gebunden wären. Vielmehr spricht die größte Wahrscheinlichkeit dafür, daß den verschiedenen Reizwirkungen auf die Tastnervenfasern in diesen selbst verschiedene Reizungsvorgänge entsprechen können. Nicht in den Nerven, ja nicht einmal in den Endigungen der Nerven im Hautsinnesorgane, sondern in der Beschaffenheit der äußeren Sinnesreize scheint somit in letzter Instanz der Unterschied der Empfindungsqualitäten des allgemeinen Sinnes begründet zu sein. Die spezifischen Endgebilde der Druckempfindungen aber, die uns allein hinsichtlich ihrer Funktion einigermaßen bekannt sind, die Tastkörper, die Endkolben und die Fibrillennetze der Haare, besitzen nicht den Charakter von Organen, in denen der Reiz in eine von dem äußeren Vorgang völlig abweichende Form transformiert wird, um dann erst in dieser auf die Empfindungsnerven einzuwirken, sondern sie scheinen lediglich mechanische Zwischenorgane zu sein, die den Reiz in einer den besonderen Zwecken des Tastens angepaßten Weise auf die sensibeln Empfindungsnerven übertragen.

[1] Die näheren Nachweise hierzu vgl. unten Kap. X, 1, c.

b. Geruchs- und Geschmacksorgane.

Den vier speziellen Sinnesorganen ist die Einrichtung gemeinsam, daß die Endfibrillen der Nerven in Sinneszellen endigen, wobei diese entweder die Bedeutung von Ganglienzellen oder die von metamorphosierten Epithelzellen besitzen (S. 76, 227). Am einfachsten gestalten sich diese Verhältnisse beim Geruchsorgan, wo die Sinneszellen selbst peripher gelagerte Nervenzellen sind und der nervöse Teil des Sinnesapparats lediglich als ein weit vorgeschobener Teil der Hirnrinde erscheint. (Vgl. S. 229, Fig. 76.) Jede Geruchszelle geht hinten in eine Achsenfaser über, vorn gegen die freie Sinnesfläche läuft sie in einen epithelartigen Faden oder stiftförmigen Fortsatz aus. Zwischen diesen nervösen Riechzellen sind dann wahre Epithelzellen, sogenannte Stützzellen, von zylindrischer Form gelagert (Fig. 129). Dabei zeigen übrigens die Riechzellen mannigfache Formunterschiede. Bei den niederen Wirbeltieren (Fischen, Amphibien, Vögeln) sind sie von einem Cilienbüschel besetzt; bei den Säugetieren enden sie abgestumpft gegen die Schleimhautfläche[1].

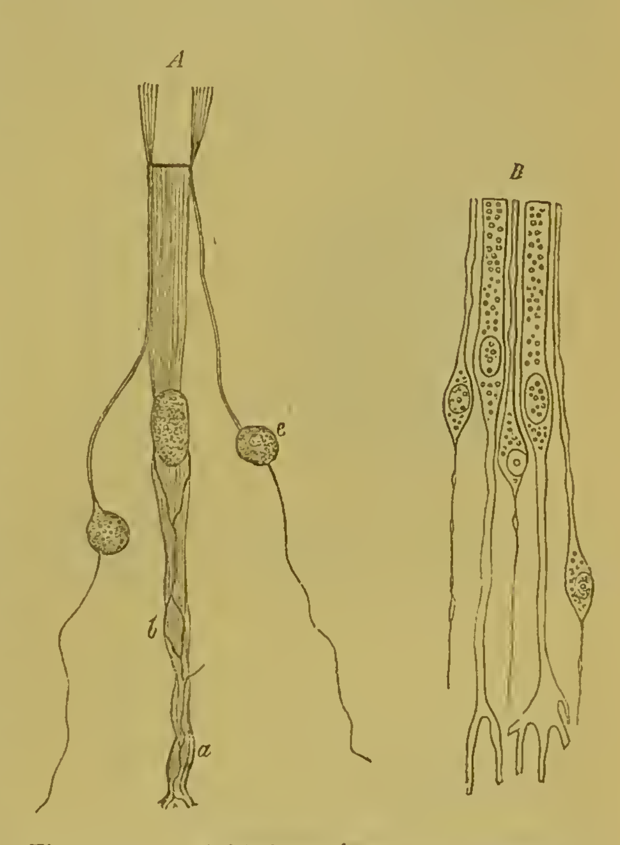


Fig. 129. *A* Epithelzelle (und zwei Riechzellen vom Proteus, nach BABUCHIN. *a* Epithelzelle, mit großem ovalen Kern, das hintere Ende (bei *b*) mit feinen faserigen Fortsätzen versehen. *c* Riechzelle. *B* Epithel- und Riechzellen vom Menschen, nach M. SCHULTZE.

Von diesem Verhalten unterscheiden sich die Endorgane des Geschmackssinns schon dadurch, daß sie auf scharf begrenzte Stellen der Mundhöhlen- und namentlich der Zungenschleimhaut beschränkt sind. Als solche zerstreute, mit zahlreichen Nervenfibrillen verbundene Zellen-

[1] SCHULTZE, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut, 1862. BABUCHIN in STRICKERS Gewebelehre, S. 964. EXNER, Sitzungsber. d. Wiener Akad., 3. Abt., Bd. 63, 65, 76. SUCHANNEK, Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 36, S. 375 ff. v. BRUNN, ebend. Bd. 39, S. 632 ff.

gruppen finden sich Anhäufungen von Sinneszellen, die man als Geschmackszellen deutet, schon bei zahlreichen Wirbellosen, und dann in der Form knospenartiger, in Vertiefungen der Schleimhaut gelegener Körper, der sogenannten Geschmacksknospen oder Schmeckbecher, bei allen Wirbeltieren, von den Fischen bis herauf zu den Säugetieren. Bei diesen liegt jede Geschmacksknospe in einer flaschenförmigen Vertiefung der Schleimhaut, welche von einer eigentümlich gestalteten Fortsetzung des Epithels ausgekleidet wird (Fig. 130). Die in diesen Vertiefungen gelagerten Stütz- oder Deckzellen sind von spindelförmiger Gestalt (Fig. 131 *b*);



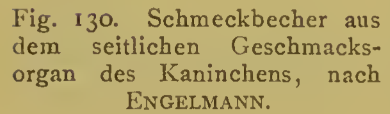


Fig. 130. Schmeckbecher aus dem seitlichen Geschmacksorgan des Kaninchens, nach ENGELMANN.



Fig. 131. *a* Geschmackszellen, *b* eine Geschmackszelle und zwei Deckzellen isoliert; aus dem seitlichen Geschmacksorgan des Kaninchens, nach ENGELMANN.

in dem von ihnen umschlossenen Hohlraum finden sich dann die eigentlichen Schmeckzellen (*a*). Sie sind ebenfalls spindelförmig, unterscheiden sich aber durch ihre schlankere Form, ihren größeren Kern, sowie durch stark verjüngte Fortsätze, in welche ihre beiden Enden übergehen. Der nach innen gerichtete Fortsatz läuft unmittelbar als feine Fibrille in ein die Basis des Schmeckbechers ausfüllendes Fibrillennetz aus, in welches Ganglienzellen eingeschaltet sind, und aus welchem eine größere Nervenfaser entspringt. Diese nimmt dann außerdem andere Fibrillen auf, die sich aus den zwischen den Epithelzellen in der Umgebung der Geschmacksknospen liegenden, der Endigung in der äußeren Haut (Fig. 122) gleichenden Terminalnetzen sammeln (Fig. 132). Der nach außen gerichtete Fortsatz der Schmeckzelle endet entweder mit einem der Oberfläche zugekehrten kurzen stiftförmigen oder mit einem längeren zylindrischen Fortsatz: daher man die Zellen selbst mit SCHWALBE in Stiftzellen und Stäbchenzellen scheiden kann[1]. Offenbar sind

[1] ENGELMANN, STRICKERS Gewebelehre, S. 822 ff. SCHWALBE, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane, 1887, S. 38 ff. RETZIUS, Biolog. Untersuchungen, N. F. Bd. 4, 1892, S. 19. DOGIEL, Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 49, 1897, S. 769 ff.

hiernach die Riech- und die Schmeckzellen Endorgane von sehr ähnlicher Beschaffenheit. Bei beiden sind es stäbchen- oder cilienförmige Fortsätze der Zelle, auf welche zunächst die Sinnesreize einwirken, und welche den in ihnen ausgelösten Vorgang dann erst auf Nervenfibrillen übertragen. Es liegt daher nahe, in diesen Sinneszellen Gebilde zu sehen, in denen durch die Einwirkungen der Riech- und Schmeckstoffe chemische Zersetzungen erzeugt werden, die nun als die eigentlichen Nervenreize auf die aus den Sinneszellen entspringenden oder mit ihnen in Kontakt stehenden Nervenfasern einwirken, so daß gegenüber den bei dem Tastsinn bestehenden Einrichtungen direkter Übertragung offenbar hier dem Sinnesreiz eine mehr indirekte Wirkung zukommt. Klar spricht sich dieses Verhältnis vor allem in dem Geschmacksorgan aus, da dieses zugleich Tastorgan ist und sich als solches durch eine hohe Tastempfindlichkeit auszeichnet. Hier sieht man nämlich zunächst in den Sinneszellen der Geschmacksknospen Einrichtungen zu einer indirekten Reizung der Nerven getroffen, die durch die chemische Zersetzung in der Sinneszelle vermittelt wird, und sodann dicht daneben in dem umgebenden Terminalnetz des Epithels solche zu einer direkten Reizung der Tastnervenfasern (Fig. 132). In der nahen Verbindung, in die im Geschmacksorgan beiderlei Einrichtungen zu einander gebracht sind, liegen aber zugleich einige wichtige Unterschiede zwischen den beiden chemischen Sinnen begründet. Die Riechfläche ist in den auf das reichste mit Sinneszellen ausgestatteten Teilen für Tastreize nahezu unempfindlich, daher auch die Geruchsempfindungen nur sehr unbedeutende Komplikationen mit Tastempfindungen zeigen, wobei die letzteren meist nur durch die Reizung benachbarter Teile, wie des Gaumens oder des Naseneingangs, erzeugt werden. Beim Geruchssinn ist daher der Charakter des chemischen Sinnes reiner ausgeprägt. Die Geschmacksempfindungen verbinden sich dagegen stets mit Tastempfindungen, und gewissen Geschmäcken, wie z. B. dem Laugenhaften, dem Sauren, dem Salzigen, verleihen diese

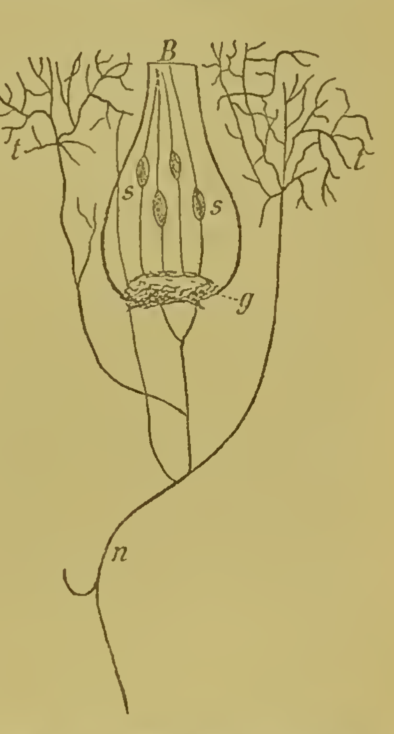


Fig. 132. Nervenausbreitung in einer Geschmacksknospe und in deren Umgebung, von einem Knochenfisch (Sterlet), nach DOGIEL. *B* Schmeckbecher. *s* Schmeckzellen (die Deckzellen entfernt). *n* Nerv. *g* Endnetz desselben in dem Schmeckbecher. *tt* Terminalnetz der Tastfasern in der umgebenden Schleimhaut.

Verbindungen wenigstens teilweise ihren eigentümlichen Charakter. Ihren anatomischen Ausdruck findet diese Tatsache teils darin, daß die Geschmacksknospen mit ihren Sinneszellen überall von den Terminalnetzen der Tastnerven umgeben sind, teils darin, daß sich die von beiderlei Organen stammenden Fibrillen zu gemeinsamen Nerven sammeln. Auf diese Weise ist in der Organisation des Geschmackssinns der Zusammenhang des spezifischen Sinnes mit dem allgemeinen Sinn dauernd ein engerer als bei dem Geruchssinn, ganz entsprechend der verschiedenen genetischen Stellung der Sinneszellen. Denn die Schmeckzellen sind ursprünglich Epithelzellen, die erst sekundär, durch die Verbindung mit Nervenfasern, zu nervösen Endzellen geworden sind, während die Geruchszellen, als peripher gelagerte Nervenzellen, unmittelbar die Zentralpunkte des äußersten der Neuronengebiete darstellen, in die sich das Riechzentrum des Gehirns gliedert. Doch dürfte dieses abweichende genetische Verhalten kaum einen wesentlichen funktionellen Unterschied hinsichtlich der Beziehungen der Vorgänge in den Sinneszellen zu den äußeren Reizen mit sich bringen: in beiden Fällen bleibt der wirkliche, direkte Nervenreiz ein durch äußere chemische Einwirkungen ausgelöster chemischer Vorgang in dem Protoplasma der Sinneszelle. Über die Natur dieses Vorgangs wissen wir nichts. Die einzigen Tatsachen, mittels deren wir auf ihn Rückschlüsse machen können, sind einerseits in der Natur der äußeren Reize, anderseits in der Beschaffenheit der Empfindungen gegeben. Von diesen beiden Seiten her zeigt sich nun durch das ganze Wirbeltierreich hindurch, mit wenigen, in besonderen Lebensbedingungen begründeten Ausnahmen, eine ungeheure Überlegenheit des Geruchssinns. Morphologisch prägt sie sich darin aus, daß die Bildung des Riechorgans, ähnlich wie sonst nur noch die des Sehorgans der Wirbeltiere, direkt von den Zentralorganen ausgeht, indem bestimmte Teile der Hirnanlage in die peripheren Teile hineinwachsen, um dann hier erst sekundär eine entsprechende Differenzierung des Integumentes zu verursachen, indes das Geschmacksorgan umgekehrt primär aus einer Differenzierung des Hautsinnesorganes entsteht. Dieser morphologischen Prävalenz des Riechorgans, die ihren Ausdruck darin findet, daß sich in den Lobi olfactorii des Fischgehirns die ganze Entwicklung des Vorderhirns der Wirbeltiere bis zum Menschen herauf vorbereitet[1], entspricht nun selbst da noch, wo der Geruchssinn, wie beim Menschen, verhältnismäßig zurückbleibt, und sich das Vorderhirn nach ganz anderen Richtungen hin differenziert hat, immerhin im Vergleich mit dem Geschmackssinn ein großer Reichtum von Formen der Erregung und ein sehr hoher

[1] Vgl. oben Kap. V, S. 312.

Grad der Erregbarkeit. Diese funktionellen Unterschiede, die uns unten (in Kap. X) näher beschäftigen sollen, werden bei den Säugetieren und dem Menschen nur dadurch gewissermaßen ausgeglichen, daß hier beide Organe in eine enge räumliche Verbindung miteinander gebracht sind, vermöge deren sich die Geruchs- und die Geschmacksempfindungen wieder in analoger Weise zu festen Komplikationen verbinden, wie die Geschmacks- mit den Tastempfindungen des Geschmacksorgans.

Trotz der erwähnten Verschiedenheit in der Mannigfaltigkeit der Reize und der Empfindungen entspricht nun aber der analogen Endigung in Sinneszellen bei beiden Sinnesgebieten eine analoge Gleichförmigkeit der morphologischen Eigenschaften der Endgebilde. Ihr entspricht höchst wahrscheinlich auch eine funktionelle Gleichartigkeit der verschiedenen Teile der Riech- und der Schmeckfläche. Bei der Riechfläche mangelt es hierfür allerdings an einem direkten Nachweis, da eine isolierte Prüfung distinkter Punkte der Riechschleimhaut kaum ausführbar und jedenfalls bis jetzt nicht ausgeführt ist. Bei der Schmeckfläche gelingt es aber leicht nachzuweisen, daß alle diejenigen Teile der Zunge, denen die Schmeckbecher fehlen, auch der Geschmacksempfindlichkeit ermangeln. Dagegen ist es trotz der eifrigsten Bemühungen nicht möglich gewesen, einen einzelnen Punkt zu finden, der nur für süß, nur für bitter usw. empfindlich wäre. Bloß in der relativen Empfindlichkeit gegenüber den verschiedenen Geschmacksstoffen finden sich bemerkenswerte Unterschiede, indem gewisse Teile der Zunge für süß empfindlicher sind als für bitter, andere umgekehrt usw.[1] Aber daneben besteht eben doch eine allgemeine Gleichförmigkeit des Verhaltens insofern, als jede begrenzte Stelle der Schmeckfläche, gerade so wie vermutlich jede der Riechfläche, alle Reize des betreffenden Sinnesgebietes empfindet.

Nun läßt sich im allgemeinen eine doppelte Form denken, in der eine chemische Reizung in einem Sinnesorgan verschiedene chemische Vorgänge auslöst. Entweder kann für jede Art chemischer Reizung, der eine qualitativ verschiedene Empfindung entspricht, auch eine spezifische Art von Sinneszellen existieren; oder es kann umgekehrt jeder der adäquaten chemischen Reize in jeder Sinneszelle abweichende, mit seiner eigenen Beschaffenheit wechselnde chemische Veränderungen hervorbringen, die als direkte Empfindungsreize wirken. Endlich ist auch noch ein mittleres Verhalten möglich, indem zwar alle Sinneszellen auf alle Reize des Sinnesgebiets, aber einzelne doch mehr auf diese, andere mehr auf jene ansprechen können. Unverkennbar legen hier die physiologischen Tatsachen für die Geruchsempfindungen die zweite, für die

[1] Vgl. unten Kap. X, 2.

Geschmacksempfindungen die dritte dieser Möglichkeiten als die wahrscheinlichste nahe. Dagegen erscheint die erste für beide Gebiete in hohem Grad unwahrscheinlich. Müßte man doch im Geruchsorgan eine geradezu unabsehbare Menge verschiedener Sinneszellen annehmen, um der Fülle der Geruchsqualitäten gerecht zu werden. Ist aber beim Geruch die Annahme verschiedener chemischer Reaktionen einer und derselben Zelle die wahrscheinlichste, so läßt sich die nämliche Annahme offenbar auch in bezug auf die Schmeckzellen nicht zurückweisen. Man wird darum hier bei der Voraussetzung, daß jede Zelle auf jeden Geschmacksreiz reagiert, daß aber in der Empfindlichkeit der Reaktion gewisse Unterschiede gegenüber den einzelnen Schmeckstoffen existieren, als der einfachsten stehen bleiben, die den Tatsachen selbst keine willkürlichen Hypothesen hinzufügt. Überdies sind dies diejenigen Vorstellungen, die den bekannten Einwirkungen chemischer Substanzen auf organische Zelleninhalte am besten entsprechen. Denn danach ist durchaus nicht anzunehmen, daß eine organische Substanz von hoher Empfindlichkeit für chemische Einwirkungen schlechterdings nur auf eine derartige Einwirkung reagiere, oder daß durch verschiedene Einwirkungen immer nur die gleichen chemischen Veränderungen derselben entstehen. Somit bleibt den Formen der Reizung bei beiden chemischen Sinnen dies eigentümlich, daß es spezifische, durch die Affinitätswirkungen bestimmter Sinneszellen vermittelte chemische Vorgänge sind, die als Sinnesreize wirken. Die physiologisch-chemischen Eigenschaften, die sich so in den Sinneszellen ausbilden, müssen aber in den einzelnen Elementen eines jeden dieser Sinnesgebiete teils als übereinstimmende, teils als wenig differenzierte angesehen werden, so daß in allen Fällen ein gegebenes Sinneselement je nach den chemischen Einwirkungen, von denen es getroffen wird, eine größere oder geringere Mannigfaltigkeit von Empfindungen vermitteln kann.

c. Tonische Organe und Gehörorgane.

Bietet schon das Geruchsorgan das Beispiel eines Sinnes dar, der von den niedersten zu den höheren Wirbeltieren aufsteigend im allgemeinen eine regressive Entwicklung zu zeigen scheint, so gilt das nämliche noch in höherem Maße von denjenigen Metamorphosen des allgemeinen Hautsinnesorgans, die oben als »tonische Sinnesorgane« bezeichnet worden sind. Hält man die hierher gehörigen mannigfachen Sinneswerkzeuge der Fische mit den Gebilden zusammen, die sich als Substrate eines solchen, an der Auffassung des statischen Gleichgewichts und der Körperbewegungen beteiligten Sinnes bei den Säugetieren und dem Menschen betrachten lassen, so besitzen diese Gebilde hier fast den

Charakter rudimentärer Organe. Freilich bieten sie zugleich insofern eine Stufe höherer Differenzierung, als sie sich einerseits vom Hautsinn, anderseits und besonders vom Gehörssinn schärfer geschieden haben, indem das einzige tonische Organ der höheren Tiere, der Vorhof mit den Bogengängen, eigentlich nur noch äußerlich und durch seine Entwicklung aus einer einzigen Keimanlage, sowie durch den Verlauf der Nerven in einem gemeinsamen Nervenstamm mit dem in der Schnecke gelagerten Gehörorgan zusammenhängt, während er funktionell völlig von diesem geschieden zu sein scheint. Dagegen hat sich dieses tonische Organ, gegenüber seinen Vorläufern im niederen Wirbeltierreich und bei vielen Wirbellosen, räumlich auf ein engstes Gebiet, auf den kleinen, von den häutigen Säcken des Vorhofs und der Bogengänge erfüllten Raum im knöchernen Schädel zurückgezogen (Fig. 133, und oben Fig. 116, S. 444). Nichtsdestoweniger bewahren die Nervenendigungen in diesen Gebilden morphologisch wie physiologisch enge Beziehungen zum Hautsinnesorgan, wie sie ihrer individuellen und generellen Entwicklungsgeschichte entsprechen. Morphologisch darin, daß im Vorhof und in den häutigen Membranen des Bogenlabyrinths die Ausbreitung der Nervenfibrillen gewissen Formen der Tastnervenendigung am nächsten kommt. Zwischen indifferenten zylindrischen Epithelzellen, die man hier, ähnlich wie im Geruchs- und Geschmacksorgan als Stützzellen bezeichnet, finden sich nämlich als die eigentlichen Aufnahmeapparate der Reize andere zylindrische Zellen, die an ihrem freien Ende von einer Anzahl borstenförmiger Härchen besetzt sind, während ihre Basis von einem feinen, aus einer Achsenfaser hervorgegangenen Fibrillennetz umflochten ist, ohne daß jedoch wahrscheinlich die Fibrillen selbst in die Zellen eindringen (Fig. 134)[1]. Die Haarzelle in ihrem Verhältnis zum Nerven bietet so

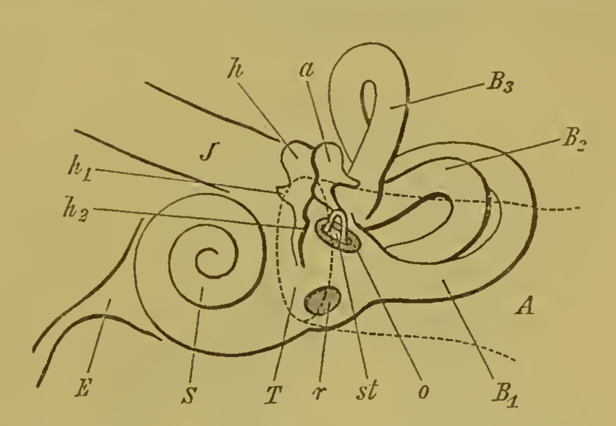


Fig. 133. Gehörlabyrinth mit den angrenzenden Teilen (schematisch). *A* äußerer Gehörgang (punktiert). *J* innerer Gehörgang (Weg des Hörnerven). B_1, B_2, B_3 Bogengänge. *S* Schnecke. *T* Trommelfell (punktiert). *E* Eustachische Röhre. *r* rundes, *o* ovales Fenster. *h* Hammer. *a* Amboß. *st* Steigbügel. h_1 kurzer Fortsatz des Hammers, Ansatzstelle des tensor tympani. h_2 langer Fortsatz (Griff) des Hammers, an das Trommelfell befestigt.

[1] RÜDINGER, Das häutige Labyrinth, in STRICKERS Gewebelehre, 1871, S. 882. G. RETZIUS, Das Gehörorgan der Wirbeltiere, 1884.

gewissermaßen ein verfeinertes Ebenbild des Verhaltens der Haare in der äußeren Haut zu den Tastnerven (Fig. 123, S. 455). Unterstützt wird dabei die Einwirkung der Flüssigkeitsströmungen auf diese zarten Gebilde durch die in den Säckchen des Vorhofs befindlichen Otolithen, die von den niedersten Wirbellosen an als charakteristische Hilfsgebilde der tonischen Organe vorkommen (S. 434). Funktionell aber bewahren diese Elemente die Spuren ihres Ursprungs aus dem Hautsinnesorgan vor allem darin, daß gerade da, wo nur noch dem Kopf, als dem für die Auffassung der Stellungen und Bewegungen des Körpers dominierenden Organ, solche Sinnesapparate beigegeben sind, in weitem Umfang, wie uns die Beobachtungen am Menschen lehren werden, das Hautsinnesorgan selbst mit seinen Anhangsgebilden in den Gelenken und Muskeln für jene ergänzend eintreten kann. Eine solche enge Wechselbeziehung der Funktionen würde schwer denkbar sein, wenn nicht auch der qualitative Charakter der äußeren Druckempfindungen und der durch das tonische Organ vermittelten Empfindungen schließlich ein wesentlich übereinstimmender wäre, so daß dieses wohl in einem weiteren, aber doch analogen Sinne wie die inneren Tastorgane und Tastnerven in Gelenken, Sehnen und Muskeln, als eine besondere Provinz des allgemeinen Sinnes betrachtet werden kann[1].

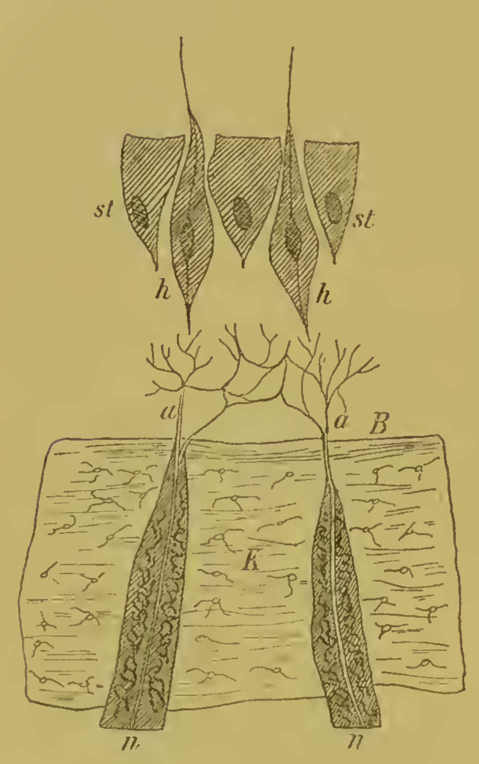


Fig. 134. Schema der Nervenendigung in den Ampullen, nach RÜDINGER. *K* Knorpel der Ampullenwand. *B* strukturloser Basalsaum desselben. *n* Nervenfasern. *a* durch den Basalsaum tretende Achsenzylinder und deren Endfibrillen. *h* Haarzellen. *st* Stützzellen.

Gegenüber den relativ einfachen und gleichförmigen Verhältnissen der Nervenendigungen im tonischen Organ bieten nun die in der Schnecke (Fig. 133 *S*) getroffenen Einrichtungen Komplikationen, die so augenscheinlich der feiner abgestuften Aufnahme mannigfacher Reize bestimmt sind, daß sich schon in diesen rein anatomischen Eigenschaften die spezifische Anpassung dieses Labyrinthteils an die Schallreize zu erkennen gibt, auch abgesehen von der oben geschilderten, der Ausbildung der

[1] Vgl. hierzu unten Kap. XIII.

Tiere für mannigfache Tongebungen und Tonempfindungen parallel gehenden Entwicklung dieses Organs (S. 444). Zwar stehen auch in der Schnecke, analog wie in den Tasthaaren verschiedener Art, die Nervenenden in enger Kontaktverbindung mit zylindrischen Epithelzellen, deren jede ein Büschel borstenförmiger Fortsätze trägt; und auch hier sind diese Zellen von gewöhnlichen Zylinderepithelzellen umgeben. Darin verrät sich durchaus der gemeinsame Ursprung der beiden im Labyrinth vereinigten Sinnesorgane. Charakteristisch für die Acusticusendigung ist aber nicht sowohl das Sinnesepithel selbst, als vielmehr der beigegebene Hilfsapparat. Jenes Sinnesepithel liegt nämlich in einem Raume, der von zwei zwischen den knöchernen Wänden der Schnecke ausgespannten Membranen, der rein bindegewebigen REISSNERschen Membran und der unmittelbar die Nervenendigungen tragenden Grundmembran, Lamina

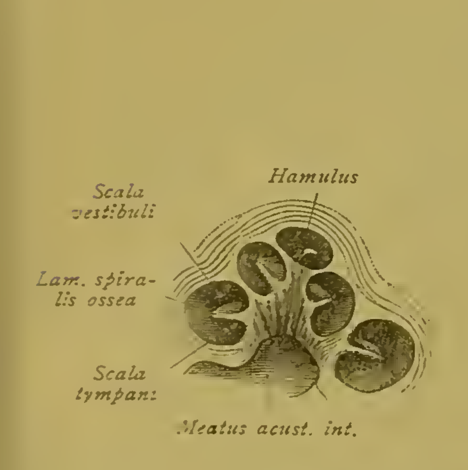


Fig. 135. Durchschnitt durch die Schnecke mit aufwärts gekehrter Kuppel, 3 mal vergr.

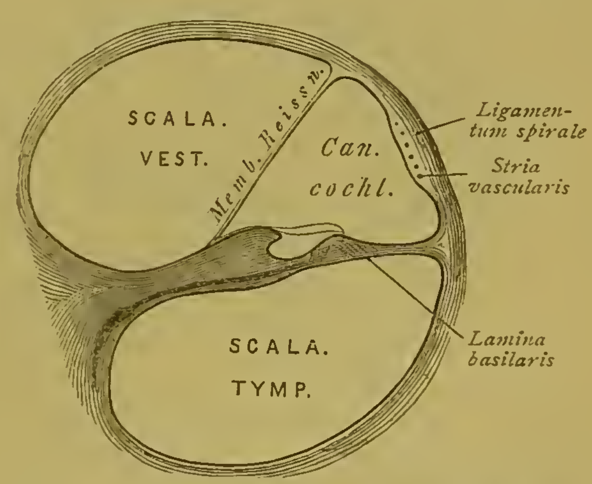


Fig. 136. Schematischer Durchschnitt durch eine Windung der Schnecke, 20mal vergr.

basilaris, umschlossen ist (Fig. 136). Beide Membranen gehen von einer spiralförmig um die Spindel der Schnecke herumlaufenden Knochenleiste (Lamina spiralis ossea) aus (Fig. 135). Der freie Rand dieser Leiste besitzt eine gezahnte Beschaffenheit und verleiht so der Verbindung der Grundmembran mit dem Knochen eine große Festigkeit. Die Grundmembran, die bei der natürlichen Lage der Schnecke die innere und, wenn man, wie in Fig. 135 und 136, die Kuppel (Hamulus) nach oben kehrt, die untere der beiden Membranen ist, und die REISSNERsche Membran umschließen zusammen den häutigen Schneckenkanal (Canalis cochl., Fig. 136), welcher den Windungen der knöchernen Schnecke folgt, und durch welchen diese letztere in zwei Abteilungen, in einen äußeren bzw. (bei nach oben gekehrter Kuppel) oberen Gang, die Vorhofstreppe

(Scala vestib.), und in einen inneren bzw. unteren, die Paukentreppe (Scala tymp.), geschieden wird. Beide sind vollständig getrennt bis zur Schneckenspitze, wo sie durch eine Öffnung miteinander kommunizieren. Die Vorhofstreppe mündet in den Vorhof; dem in ihr enthaltenen Labyrinthwasser teilen sich daher unmittelbar die Druckschwankungen mit, die in der Flüssigkeit des Vorhofs entstehen, wenn die Membran des Vorhofsfensters (*o* Fig. 133), welche mit dem Steigbügeltritt in Verbindung steht, durch die Gehörknöchelchen, denen das Trommelfell (*T*) seine Schwingungen mitteilt, in Bewegung gerät. Die Paukentreppe dagegen ist an ihrem äußeren Ende, dem runden Fenster (*r* Fig. 133), durch eine besondere Membran, das Nebentrommelfell, gegen die Paukenhöhle geschlossen. Wird nun von den Gehörknöchelchen aus das Labyrinthwasser des Vorhofs in Schwingungen versetzt, so übertragen sich daher

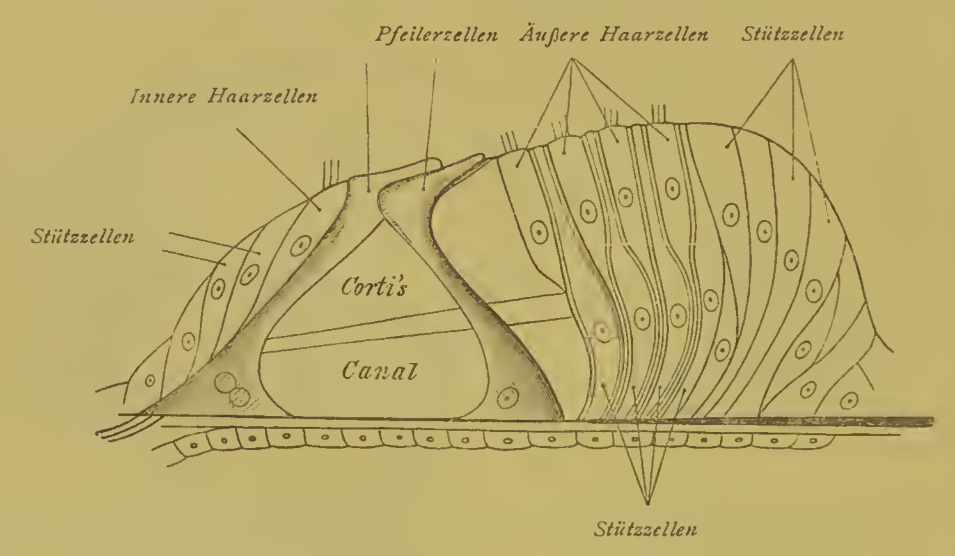


Fig. 137. Cortisches Organ, schematisch, nach G. Retzius.

diese auf die häutige Schnecke und durch die letztere auf das Labyrinthwasser der Paukentreppe, wie man sich nach Politzer mittelst eines in das runde Fenster eingesetzten Manometers überzeugen kann[1]. Auf diese Weise müssen also auch die im häutigen Schneckenkanal gelagerten Gebilde durch mechanische Erschütterungen, mögen dieselben ihnen von den Gehörknöchelchen oder durch das runde Fenster von der Luft der Paukenhöhle aus zugeleitet werden, in Schwingungen geraten.

Die Fasern des Hörnerven durchsetzen nun zunächst in dem porösen Knochen der Schneckenspindel von dem Meatus acust. int. aus (Fig. 135) die feinen Kanälchen der Knochenspindel, um zwischen den Zähnchen

[1] Politzer, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1861, Abt. 3, S. 427.

der Knochenleiste in die Grundmembran einzudringen. Auf dieser, zwischen der Vorhofs- und Grundmembran eingeschlossen, liegt dann jenes aus mehreren, zum Teil wesentlich umgestalteten Epithelformen zusammengesetzte Sinnesepithel der Schnecke, das man in seinem gesamten Zusammenhang nach seinem Entdecker das CORTIsche Organ nennt. Es bildet auf der Grundmembran (Lam. basil., Fig. 136) einen deutlich sichtbaren Hügel, der samt der Einsenkung, auf der er liegt (dem Sulcus spiralis), von einer an der Innenwand der Spindel entspringenden bindegewebigen Membran (Membrana tectoria) zum Teil überdeckt wird. Die Hauptbestandteile des CORTIschen Organs selbst sind mehr oder minder modifizierte Epithelformen (Fig. 137 und 138).

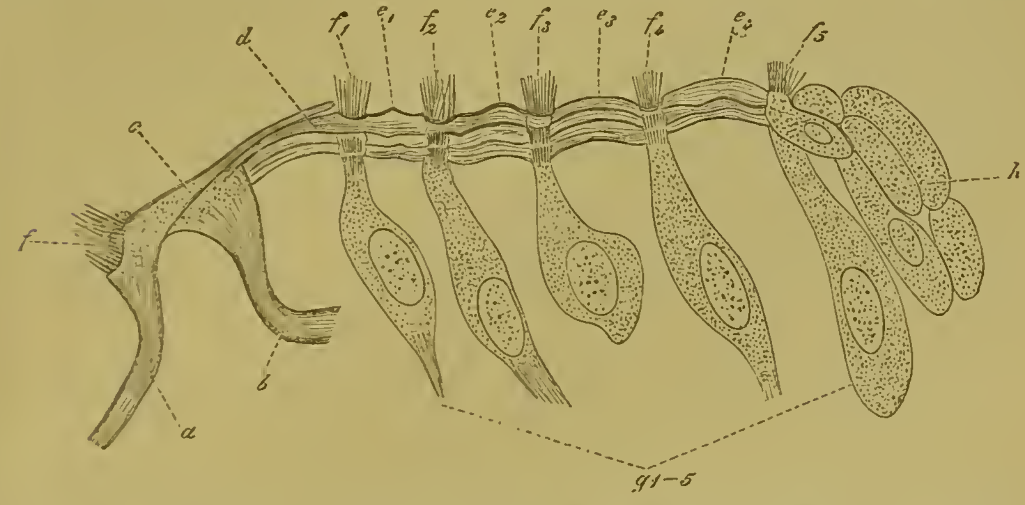


Fig. 138. Bestandteile des CORTIschen Organs vom neugeborenen Kinde, nach WALDEYER. *a* innerer, *b* äußerer Pfeiler eines CORTIschen Bogens. *c* Kopfplatte des inneren, *d* Kopfplatte des äußeren Pfeilers. e_1—e_4 Verlängerungen der letzteren. *f* Haarbüschel einer inneren Haarzelle, letztere nicht erhalten. g_1—g_5 äußere Haarzellen. f_1—f_5 Haarbüschel derselben. *h* äußeres Epithel der Grundmembran.

Zunächst sind sowohl auf den innern an der Schneckenspindel befestigten wie auf den äußern mit der Circumferenz des Schneckenkanals verwachsenen Teil der Grundmembran einige Reihen gewöhnlicher Epithelzellen, sogenannter Stützzellen, aufgelagert. Dann folgen, nahe der Mitte der Grundmembran, eigentümliche Gebilde, die CORTIschen Bogen oder die Pfeilerzellen, zwischen denen und der Grundmembran eine Wölbung frei bleibt, und die so einen die ganze Schnecke durchziehenden engen Kanal, den CORTIschen Kanal, begrenzen. Man unterscheidet eine Reihe innerer (gegen die Schneckenspindel gekehrter) und eine Reihe äußerer CORTIscher Bogen, die beide an ihren Köpfen sehr fest verbunden sind, indem die Zahl der inneren Pfeiler die der äußern bedeutend übertrifft, so daß einer der letzteren immer zwischen den

Köpfen mindestens zweier innerer Pfeiler eingekeilt ist. Auf diesen aus harter, knochenähnlicher Substanz bestehenden Pfeilerzellen ruhen nun die mit den Acusticusfasern zusammenhängenden Haarzellen. Man unterscheidet eine innere einfache Reihe solcher Zellen, welche den Verlängerungen der inneren Pfeiler, den sogenannten Kopfplatten derselben, aufsitzen, und mehrere äußere Reihen, die auf Verlängerungen der äußeren Pfeiler derart gelagert sind, daß jede der Zellreihen für sich mit diesen Verlängerungen in Verbindung steht (Fig. 138). Außerdem sind diese Zellreihen ziemlich fest durch eine das Epithel überziehende, netzförmig durchbrochene Membran, ein Ausscheidungsprodukt des Epithels, miteinander verbunden (Lamina reticularis, d—e_4 Fig. 138). Jeder Bewegungsanstoß, der auf die Cilien der Zellen einwirkt, wird sich demnach zunächst durch die Verlängerungen der Cortischen Pfeiler und durch diese auf die Grundmembran fortpflanzen, nebenbei aber auch durch die Lamina reticularis den übrigen Haarzellen mitteilen können. Übrigens ist es bemerkenswert, daß die äußeren Haarzellen nur in der Schnecke der Säugetiere zu finden sind: man zählt deren drei bei allen Säugetieren, beim Menschen sowie beim Affen meistens noch eine vierte Reihe, indem hier einzelne Elemente der dritten nach außen geschoben werden.

Unsere Vermutungen über die physiologische Bedeutung der das Cortische Organ zusammensetzenden Teile müssen nun zunächst von einer psychologischen Tatsache ausgehen, die schon die unmittelbare Wahrnehmung erkennen läßt, und die sich uns bei der experimentellen Analyse der Gehörsempfindungen (Kap. X, 3) noch näher bestätigen wird. Dies ist die Tatsache, die man mit dem kurzen Ausdruck bezeichnen kann, daß der Gehörssinn ein analysierender Sinn sei. Wir vermögen unter günstigen Bedingungen unmittelbar in der Empfindung eine Klangmasse in ihre einzelnen Töne zu zerlegen. Hieraus läßt sich schließen, daß jeder dieser Bestandteile ein besonderes Endorgan in unserm Ohr in Erregung versetzt, so daß wir eine zusammengesetzte Erregung bis zu einem gewissen Grad als eine Addition einfacher Erregungen empfinden. Über diese Erscheinung kann man natürlich in verschiedener Weise Rechenschaft zu geben suchen; und in der Tat stehen sich gegenwärtig noch über den Vorgang der Gehörsempfindung sehr abweichende Hypothesen gegenüber, auf deren Erörterung hier noch nicht eingegangen werden kann[1]. Es erscheint das aber auch insofern überflüssig, als alle diese Hypothesen notwendig von einer physiologischen Voraussetzung ausgehen müssen, welche für die uns hier beschäftigende allgemeine Frage

[1] Vgl. über dieselben unten Kap. X, 3, und weiterhin Kap. XII.

nach dem Verhältnis der Schallreize zu den aus ihnen hervorgehenden, der Empfindung korrespondierenden Nervenprozessen allein von entscheidender Bedeutung ist: dies ist die Voraussetzung, daß, wenn eine Mehrheit von Tönen in zureichender Sonderung und Stärke auf das Gehörorgan einwirkt, jeder dieser Töne einen besonderen, von dem der andern geschiedenen Reizungsvorgang auslöst, daß also im Gehörorgan Einrichtungen getroffen sein müssen, die eine solche Scheidung verschiedener Reizqualitäten ermöglichen, oder, wie wir das nämliche ausdrücken können, daß auf Töne von verschiedener Höhe verschiedene Teile des Gehörapparates abgestimmt sind. Ohne nun vorläufig für irgend eine der Möglichkeiten zu entscheiden, in der dies ausgeführt sein kann, wird es für den vorliegenden Zweck genügen, die allgemeinen Folgerungen, die an eine Sonderung der Reize geknüpft sind, an derjenigen Hypothese zu erläutern, die jene Erscheinung der sogenannten Klanganalyse im unmittelbarsten Anschluß an allgemeine akustische Tatsachen einerseits und an die sinnenfälligen Strukturverhältnisse des Gehörapparates anderseits zu interpretieren sucht. Irgend eine andere Hypothese könnte zwar vielleicht in bezug auf die schallaufnehmenden und -übertragenden Teile zu ganz abweichenden Vorstellungen führen: der Forderung, daß für verschiedene Töne besondere Einrichtungen der Aufnahme und der Übertragung der Reize an die Nerven existieren, müßte sie immer gerecht werden.

Die in solchem Sinne nächstliegende Gestaltung einer Hörhypothese, die in den abweichenden psychophysischen Grundvoraussetzungen, die sie zuläßt, zugleich als maßgebend für alle andern möglichen Hypothesen betrachtet werden kann, ist nun die von HELMHOLTZ aufgestellte sogenannte »Resonanzhypothese«. Sie leitet zunächst jene analytische Fähigkeit des Gehörssinns aus der Mechanik des Mittönens ab[1]. Wenn wir bei aufgehobenem Dämpfer gegen den Resonanzboden eines Klaviers singen, so geraten diejenigen Saiten in Mitschwingung, deren Töne in dem gesungenen Klang als Bestandteile enthalten sind. Dächten wir uns also jede Saite empfindend, so würde das Klavier eine ähnliche Klanganalyse ausführen, wie sie in unserm Ohr stattfindet. Demnach nimmt man an, die den einzelnen Fasern des Hörnerven anhängenden Endgebilde seien in der Weise verschieden abgestimmt, daß jeder einfache Ton immer nur bestimmte Nervenfasern in Erregung versetzte. HELMHOLTZ hatte zunächst in den CORTIschen Bogen solche abgestimmte Endapparate vermutet[2]. Nachdem nachgewiesen war, daß dieselben nicht

[1] HELMHOLTZ, Lehre von den Tonempfindungen[3], S. 219 ff.

[2] HELMHOLTZ in den zwei ersten Ausgaben seiner Lehre von den Tonempfindungen. In der dritten S. 229 hat er sich der HENSENschen Hypothese angeschlossen, daß die

direkt mit Nervenfasern zusammenhängen, und daß sie in der Schnecke der Vögel und Amphibien fehlen[1], ließ sich diese Ansicht nicht mehr aufrecht erhalten. Von den Haarzellen, den wirklichen Endgebilden der Nervenfasern, kann man aber wegen ihrer außerordentlich geringen Masse nicht wohl annehmen, daß sie nur durch bestimmte Töne erregbar seien. Vielmehr werden die Cilien, sobald das Labyrinthwasser durch Schallschwingungen in Bewegung gerät, dieser Bewegung folgen: es werden daher, wenn ein einfacher Ton in das Ohr dringt, alle Cilien mitschwingen, und eine zusammengesetzte Klangmasse wird sie ebenfalls in Schwingungen versetzen. Die Haarzellen als solche mögen daher vielleicht eine diffuse Geräuschempfindung vermitteln. Eine Analyse der Klänge kann aber nicht durch sie selbst, sondern nur durch die in ihrer Umgebung befindlichen Teile zustande kommen. Hier liegt es nun am nächsten an die Grundmembran zu denken, die, worauf HENSEN[2] zuerst hinwies, an ihren verschiedenen Stellen eine hinreichend abweichende Breite besitzt, um eine Abstimmung für alle dem menschlichen Ohr zugänglichen Tonhöhen möglich zu machen. Es nimmt nämlich von der Basis gegen die Spitze der Schnecke die Grundmembran in ihrem Querdurchmesser stetig zu, so daß sie am oberen Ende etwa zwölfmal so breit ist als am unteren Anfang des Schneckenkanals. Die einzelnen Teile derselben müssen sich demnach, da die Spannung der Membran in ihrer Länge erheblich kleiner als die quere Spannung zu sein scheint, wie Saiten von verschiedener Länge verhalten, indem die breiteren Teile auf tiefere, die schmäleren auf höhere Töne abgestimmt sind. Möglicherweise könnten dann die CORTIschen Bogen zur Dämpfung der Schwingungen bestimmt sein, wozu sie bei ihrer bedeutenden Festigkeit wohl geeignet scheinen[3]. Den Mechanismus der Acusticusreizung würden wir uns demnach folgendermaßen zu denken haben. Zunächst werden durch die dem Labyrinthwasser mitgeteilten Schallbewegungen die Cilien der Haarzellen in Schwingungen versetzt, die im allgemeinen zusammengesetzter Natur sind. Der auf einen gewissen Ton abgestimmte Teil der Grundmembran gerät aber teils von den Hörhaaren, teils, namentlich bei stärkeren Tönen, direkt vom Labyrinthwasser aus nur dann in merkliche Mitschwingungen, wenn

Grundmembran je nach der verschiedenen Breite ihrer Abschnitte auf verschiedene Töne abgestimmt sei.

[1] HASSE, Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 17, S. 56, 461. Bd. 18, S. 72, 359.

[2] Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 13, 1863, S. 481.

[3] WALDEYER, Hörnerv und Schnecke, STRICKERS Gewebelehre, S. 952. Eine andere Vermutung hat HELMHOLTZ aufgestellt. Er glaubt, daß die CORTIschen Bogen, als relativ feste Gebilde, dazu bestimmt seien, die Schwingungen der Grundmembran auf eng abgegrenzte Bezirke des Nervenwulstes zu übertragen. (Tonempfindungen [3], S. 229.) Weitere Mutmaßungen über die Beziehungen der Endgebilde zu den Nervenfasern vgl. bei BÖTTCHER, Arch. f. Ohrenheilk., Bd. 25, 1887, S. 1 ff.

der Eigenton des Membranabschnitts ein Bestandteil des gehörten Klanges ist. Durch die stark schwingenden Teile der Grundmembran werden dann entweder unmittelbar oder mittelst der an ihnen befestigten Stiele der CORTIschen Bogen die darunterliegenden Acusticusfasern so gereizt, daß sie in der Zeiteinheit eine der Schwingungszahl des Tones entsprechende Anzahl von Stößen empfangen.

Innerhalb dieser allgemeinen Voraussetzungen der HELMHOLTZschen Resonanzhypothese und, wie man leicht erkennt, auch jeder andern Hypothese, die über die gesonderte Empfindung der Töne Rechenschaft geben will, sind nun aber offenbar wieder zwei wesentlich verschiedene Vorstellungsweisen hinsichtlich des Verhältnisses der äußeren Schallreize zu den in den Acusticusfasern fortgeleiteten Erregungsvorgängen möglich. Zur näheren Verdeutlichung dieser beiden Vorstellungsweisen können wir uns irgend einen Teil der Grundmembran mit den zu ihm gehörigen Nervenfibrillen in der in Fig. 139 schematisch vereinfachten Weise versinnlichen. Wir abstrahieren dabei von den Haarzellen, indem wir uns direkt die Tonschwingungen auf die Grundmembran einwirkend, und von dieser den Reiz auf die zugehörigen Nervenzellen $f_1, f_2, f_3 \ldots$ weitergeleitet denken. Die von ihrem schmalen bis zu ihrem breitesten Ende stetig sich verändernde Grundmembran ist einem System von feinen Saiten äquivalent, deren längste, wie wir annehmen, dem tiefsten, und deren kürzeste dem höchsten hörbaren Ton entspricht. Jeder Ton bringt die auf ihn abgestimmte Saite in stärkste Mitschwingungen, während die dieser nahe benachbarten nur sehr schwach, entferntere gar nicht mehr mitschwingen. Sind auf diese Weise die Vorstellungen über die Wirkung des Schalls auf den Resonanzapparat durchaus eindeutiger Art, durch die akustischen Gesetze des Mitschwingens festgelegt, so sind nun aber diejenigen über das Verhältnis der Resonanzschwingungen zu dem Vorgang der Nervenerregung, da wir von physiologischer Seite über den letzteren so gut wie nichts wissen, nicht eindeutiger, sondern mehrdeutiger Art. Erstens kann man nämlich annehmen, die Nervenfibrillen f_1, f_2, $f_3 \ldots$ selbst besäßen wesentliche qualitative Verschiedenheiten, vermöge deren jeder an und

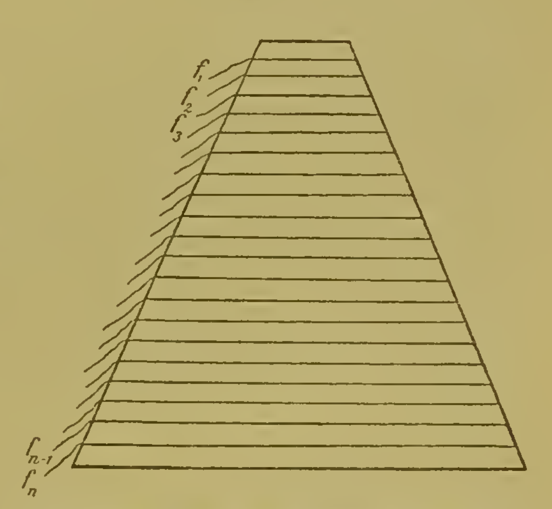


Fig. 139. Schema eines Teiles des Resonanzapparats der Schnecke nach der HELMHOLTZ-HENSENschen Hypothese, in vergrößertem Maßstabe.

für sich die spezifische Höhenqualität desjenigen Tones zukomme, auf den der zugehörige Teil des Resonanzapparates abgestimmt ist. Die Schwingungen der mit irgend einer Faser f zusammenhängenden Saite des Resonanzapparats würden dann eigentlich nur die äußere Gelegenheitsursache für die Entstehung der entsprechenden Tonempfindung, die spezifische Qualität der letzteren aber lediglich an die Faser f selbst gebunden sein, die, durch welche Ursachen sie auch erregt würde, immer die gleiche Empfindung vermitteln müßte. Dächten wir uns, es wäre möglich, plötzlich alle Acusticusfibrillen von f_1 bis f_n umzulagern, so daß die jetzt oben liegenden die tiefste und die unten liegenden die höchste Lage annähmen, so würden von nun an die langsamsten Schwingungen Tonempfindungen erzeugen, die wir hohe, und die schnellsten solche, die wir tiefe Töne nennen. Zweitens kann man sich aber auch vorstellen, jede akustische Nervenfaser sei im allgemeinen für Schallreize jeder Art empfänglich, und die in ihr erzeugten Nervenprozesse seien nicht von konstanter Qualität, sondern sie modifizierten sich nach den Reizen, insbesondere also nach der Zahl der einwirkenden Schwingungen. Dann würde eine Faser f_1 nicht deshalb einen hohen Ton vermitteln, weil diese Qualität ihr ursprünglich und unabänderlich zukommt, sondern weil sie mit einem Teil des Resonanzapparates verbunden ist, der nur schnelle Schwingungen auf sie überträgt. Denken wir uns jetzt wiederum, wie oben, eine Umlagerung der Fasern, so würde die vorhin sich ergebende Umkehrung der Empfindungen nicht eintreten, sondern wir würden fortan tiefe Töne tief und hohe Töne hoch hören; aber es würden andere Acusticusfasern sein, die jedesmal diese Empfindungen im Sensorium anregten. Neben diesen beiden extremen Möglichkeiten ist schließlich noch eine dritte, die in gewissem Sinne eine mittlere Stellung einnimmt, denkbar. Es könnte sein, daß ursprünglich jede Acusticusfaser jedem möglichen Schallreiz zugänglich war, und daß sie diese Anpassungsmöglichkeit an verschiedene Tonschwingungen wohl auch bis zu einem gewissen Grade bewahrt hat, daß aber doch die fortwährende Einwirkung von Schwingungen einer gewissen Dauer, wie sie die Entwicklung eines Resonanzapparates mit sich bringt, kleine Umänderungen in der Molekularstruktur bewirkte, vermöge deren jede Faser nun am leichtesten auf diejenigen Schwingungen reagiert, die ihr wirklich vom Resonanzapparat aus zugeführt werden. Diese dritte Annahme ist, wie man leicht sieht, nicht eigentlich eine mittlere zwischen den beiden vorigen, sondern sie ist vielmehr eine Modifikation der zweiten, da auch sie den ursprünglichen Grund der Empfindungsunterschiede nicht in die Nerven selbst, sondern in die äußeren Töne und Tonapparate verlegt, und da nach ihr nur die nämliche Anpassung an die äußeren Bedingungen, die sich an der Dif-

ferenzierung des Resonanzapparates bemerklich macht, auch für die nervösen Elemente statuiert wird. In der Tat ist wohl zu erwarten, daß es an einer solchen analogen Anpassung der Nervenprozesse nicht fehlen wird. Aber in Anbetracht des Umstandes, daß die Mannigfaltigkeit der Schallempfindungen schon zureichend durch die Anpassung der Übertragungsapparate gewährleistet wird, würde doch wahrscheinlich die Anpassung der Nervensubstanz selbst immer noch eine Variation der Funktion zwischen gewissen Grenzen zulassen. Denkt man sich nun unter der Voraussetzung dieser dritten Hypothese die oben fingierte Umlagerung der Nervenfibrillen vollzogen, so könnte der Erfolg möglicherweise ein doppelter sein: entweder würde überhaupt keine Empfindung mehr zustande kommen, oder es würden vielleicht noch diffuse Geräuschempfindungen, aber keine musikalischen Tonempfindungen mehr bestehen.

Helmholtz hat bei der näheren Ausführung seiner Resonanzhypothese die erste dieser drei als möglich hinzustellenden Voraussetzungen bevorzugt, und im allgemeinen wird jene Hypothese noch gegenwärtig in dieser Form festgehalten. Danach soll die Tonqualität eine spezifische Eigenschaft der Nervenfasern oder vielleicht auch der zentralen Endigungen derselben sein, und dem Resonanzapparat nur die Bedeutung einer den adäquaten Reiz auslösenden Vorrichtung zukommen. Man wird nicht sagen können, daß diese Vorstellungsweise irgend eine Wahrscheinlichkeit für sich habe. Wohl aber steht sie im schärfsten Widerspruch sowohl mit den Tatsachen der Sinnesentwicklung wie mit den bekannten Eigenschaften der Nervensubstanz, abgesehen davon, daß sie den Zweck der Resonanzhypothese, den Zusammenhang zwischen Reiz und Empfindung einigermaßen dem Verständnisse näher zu bringen, zum Teil wieder in Frage stellt, indem sie lediglich auf eine qualitas occulta der einzelnen Acusticusfasern hinauskommt. Offenbar ist daher vielmehr die zweite Hypothese, mit den ihr nach dem Anpassungsprinzip zu gebenden, in die dritte herüberreichenden Modifikationen, die wahrscheinlichere. Überdies wird dadurch die Entwicklung des Gehörorgans aus dem Hautsinnesorgan und seine vermutlich noch in eine spätere Zeit fallende Differenzierung gegenüber dem Organ des tonischen Sinnes eigentlich allein verständlich. So unbegreiflich es ferner sein würde, eine Anpassung des Resonanzapparates an die Qualitäten der einzelnen Nervenfasern anzunehmen, wie man es vom Standpunkt der ersten Hypothese aus tun müßte, so begreiflich und mit den sonstigen physiologischen Erfahrungen übereinstimmend erscheint es, wenn wir umgekehrt voraussetzen, daß sich dem Resonanzapparat allmählich in einem gewissen Umfang die Reizempfänglichkeit der Acusticusfasern angepaßt habe.

Hiernach dürfen wir annehmen, daß jene Eigenschaft eines mechanischen Sinnes in der früher (S. 426) festgestellten Bedeutung dieses Wortes, deren nächstes Symptom in der außerordentlich geringen Nachdauer besteht, die ein momentaner Reiz in der Empfindung zurückläßt, in diesem Fall eben darauf zurückzuführen sei, daß, analog wie die Druckerregungen in der Haut, so auch die Schallschwingungen im Gehör nicht, wie bei Geruch und Geschmack, die Nervenerregung indirekt, durch die chemischen Umsetzungen, die sie in irgend welchen Sinneszellen bewirken, sondern direkt, durch die zuerst auf die Grundmembran und dann von dieser auf die Hörnervenfasern selbst mitgeteilten Erschütterungen auslösen; daher denn auch die Empfindung in ihrer Dauer wahrscheinlich noch mehr als bei dem Drucksinn der Dauer des äußeren Reizes entspricht. Die Hörzellen würden dabei als mechanische Hilfsvorrichtungen, wozu sie durch ihren Wimpersaum unmittelbar angelegt scheinen, nicht als eigentliche Sinneszellen anzusehen sein. In Anbetracht des Umstandes, daß sich die Acusticusfasern durch die ganze Grundmembran hindurch bis zu den äußeren Hörzellen erstrecken, liegt überdies die Annahme nahe, daß die Hörzellen selbst vermöge der Beweglichkeit ihrer Cilien durch Schallbewegungen jeder Art in Schwingungen versetzt werden können. Diese Schwingungen werden sich dann aber auf einem doppelten Wege zu den Nervenfibrillen fortpflanzen können: erstens direkt, wodurch diffuse Erregungen entstehen, die möglicherweise Geräuschempfindungen entsprechen; und zweitens indirekt, durch die Übertragung auf die Grundmembran, deren einzelne Teile nun durch diejenigen einfachen Schwingungen der Schallmaße, auf die sie abgestimmt sind, in Mitschwingungen geraten. Endlich wird aber, wenn sich in der dem inneren Ohr mitgeteilten Klangmasse einzelne besonders ausgeprägte Töne befinden, der Rezonanzapparat direkt von solchen Partialschwingungen aus in seinen entsprechenden Teilen in Mitschwingungen versetzt werden können.

Diese Eigenschaften eines mechanischen Sinnesorgans verleihen nun zugleich der dauernden Verbindung, die das Gehörorgan bis zum Menschen herauf mit dem tonischen Sinnesapparat bewahrt, auch nach der Wirkungsweise der Sinnesreize eine tiefere Beziehung. Ist der tonische Apparat seiner funktionellen Bedeutung, seiner Genese und seinen morphologischen Eigenschaften nach ein inneres Tastorgan, angepaßt einer Gattung besonders feiner Tastreize, die durch die Stellungen und Bewegungen des Kopfes in einer in dem Organ eingeschlossenen Flüssigkeit ausgelöst werden, so erscheint das Gehörorgan wiederum als eine höhere Differenzierung dieses tonischen Sinnesorgans, indem bei ihm die Nervenendigungen derart gelagert und mit Hilfseinrichtungen verbunden sind,

daß die das Organ treffenden Schallschwingungen als oszillatorische mechanische Erregungen auf die Nerven übertragen werden.

Die allgemeinen Beziehungen von Struktur und Funktion konnten beim Gehörorgan nicht wohl erörtert werden, ohne hier schon einiger Tatsachen und Hypothesen zu gedenken, die erst unten, bei der speziellen Lehre von den Schallempfindungen (Kap. X) näher besprochen werden sollen. Wenn nun hierbei die Helmholtzsche Rezonanzhypothese zunächst bloß als ein veranschaulichendes Beispiel für diejenigen Voraussetzungen gewählt wurde, denen schließlich jede Theorie genügen muß, so ist dies allerdings auch deshalb geschehen, weil diese Hypothese zugleich diejenige sein dürfte, die, mit einer später zu erörternden Ergänzung, jenen Voraussetzungen auf die einfachste Weise entspricht. Freilich muß sie dann aber, wie dies oben geschehen ist, von der an und für sich ihr ganz äußerlich angehefteten Vorstellung losgelöst werden, daß es nicht die Schwingungen des Resonanzapparates, sondern unbekannte Qualitäten der einzelnen, spezifisch verschiedenen Nervenfibrillen oder ihrer Endigungen im Gehirn seien, auf denen in letzter Instanz die Tonempfindungen beruhten. Die Resonanzhypothese als solche hat mit diesem dogmatischen Beiwerk an und für sich gar nichts zu tun, ja sie verliert durch dasselbe einen Teil ihres erklärenden Wertes. Einen wichtigen direkten Beleg für die ihr gegebene mechanische Deutung scheinen überdies R. Ewalds Versuche an labyrinthlosen Tauben zu bieten, bei denen noch längere Zeit nach der totalen Labyrinthzerstörung Symptome von Gehörsempfindungen beobachtet wurden[1]. Als man an einem solchen Tier unter sorgfältiger Einhaltung aller gegen die Verwechselung mit Tastreizen schützenden Kautelen Versuche ausführte, also die Tonquellen in einem anstoßenden Raum aus mehreren Meter Entfernung einwirken ließ und von da aus zugleich durch ein Fernrohr das Tier beobachtete, reagierte dieses deutlich schon auf Klänge von mäßiger Stärke. Am auffallendsten geschah dies morgens früh, wo es durch verhältnismäßig schwache Töne aus dem Schlaf geweckt werden konnte, dabei den Kopf emporreckte und nach der entfernten Schallquelle hinblickte, während viel stärkere geräuschlose Luftbewegungen, die in dichter Nähe des Tieres erzeugt wurden, gar keinen Effekt hatten. Ein wesentlicher Unterschied von einer normalen, nicht operierten Taube bestand nur darin, daß das labyrinthlose Tier Töne von mehr als 440 Schwingungen absolut nicht mehr hörte. Diese Versuche sind nun freilich von verschiedenen Seiten mit negativem Erfolg wiederholt worden. Es waren dabei jedoch meist die Bedingungen zugleich in so erheblicher Weise abgeändert und manchmal sogar darauf angelegt, etwaige Reaktionen zu unterdrücken, daß diesem negativen Ergebnis noch kein entscheidender Wert zugeschrieben werden kann. Wenn man z. B. eine Taube mit einem Kautschukpanzer überzog oder in ein Ölbad setzte oder auch eine Pistole in ihrer Nähe abfeuerte, so sind das alles Einwirkungen, die bei furchtsamen Tieren, wie Tauben, Kaninchen usw., die Symptome der von W. Preyer sogenannten »Kataplexie« zu erzeugen pflegen, d. h. einen kürzer oder länger dauernden Zustand katalepti-

[1] Ewald, Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. 1892, S. 24. Wundt, Akustische Versuche an einer labyrinthlosen Taube. Philos. Stud. Bd. 9, 1894, S. 496.

scher Starre, der die Tiere für Sinneseindrücke unempfindlich macht. Eine weitere Bedingung für die Verschiedenheit des Erfolgs kann ferner in der Ausführung der Operation liegen. Im einen Fall kann nämlich trotz vollkommener Exstirpation des Labyrinths der Hörnerv erhalten geblieben, in einem andern kann er bis nahe zu seinem Austritt aus der Medulla obl. zerstört sein. Natürlich wird man aber nur im ersten dieser Fälle Reizsymptome erwarten dürfen. Eine sichere Entscheidung der Frage wird hiernach erst auf Grund erneuter, alle diese Bedingungen sorgfältig beachtender Versuche möglich sein[1].

d. Sehorgane.

Wesentlich anders als die Endapparate des tonischen Sinnes und des Gehörssinnes verhalten sich die Nervenendigungen im Auge. Sie bieten dagegen die nächsten Beziehungen zu den Verhältnissen der beiden niederen chemischen Sinne, vor allem des Geruchssinns, mit dem der Gesichtssinn auch darin übereinstimmt, daß das Sehorgan die Bedeutung eines in die Peripherie des Körpers vorgeschobenen Gebietes der Hirnrinde besitzt. Nur die letzten Endgebilde, die Stäbchen und Zapfen der Netzhaut, sind in diesem Fall selbst ursprünglich nicht nervöser Natur, sondern metamorphosierte Epithelialzellen, die also mehr den Sinneszellen des Geschmacks- als denen des Geruchsorgans zu entsprechen scheinen. Zugleich ist aber sowohl die Formbeschaffenheit dieser Zellen wie die Art ihres Zusammenhangs mit den Optikusfasern eine eigenartige. Die Fig. 140 zeigt diesen Zusammenhang zunächst an einem ohne färbende Mittel hergestellten Durchschnitt. Die Optikusfasern, die schon im Optikusstamm der SCHWANNschen Primitivscheiden entbehren, breiten sich von der Eintrittsstelle des Sehnerven an strahlenförmig über die ganze Innenfläche der Netzhaut aus (*2*). Aller Orten biegen sie dann nach außen um und treten in große Ganglienzellen, die, abgesehen von der sehr schmalen strukturlosen inneren Grenzmembran (*1*), von innen nach außen gezählt die zweite Hauptschicht der Netzhaut ausmachen (*3*). Die Ganglienzellen entsenden weiterhin nach außen sich teilende Fortsätze, die in eine dritte ziemlich breite Schicht, die innere granulierte oder

---

[1] MATTE (und BERNSTEIN), PFLÜGERs Archiv, Bd. 57, 1894, S. 437 ff. STREHL, ebend. Bd. 61, 1895, S. 205. Dazu EWALD, ebend. Bd. 57, 1894, S. 80. WUNDT, ebend. S. 120 Über den Zustand der »Kataplexie« vgl. Abschn. V (Hypnose bei Tieren). — Ich kann nicht unterlassen, dem obigen objektiv gehaltenen Bericht hier noch die Bemerkung beizufügen, daß ich bei den im Leipziger psychologischen Laboratorium ausgeführten Versuchen an einer von EWALD operierten labyrinthlosen Taube die Einwirkung von Tastreizen auf die Haut nach den näheren Versuchsbedingungen für äußerst unwahrscheinlich halte. (Vgl. hinsichtlich der näheren Versuchskautelen Philos. Stud., Bd. 9, 1894, S. 497 f.) Auch ist bemerkenswert, daß nach EWALDs Beobachtung im Laufe der Zeit, also mutmaßlich mit fortschreitender Atrophie des Acusticus, die Reaktionen auf Töne allmählich schwinden, während die gewöhnlichen Reaktionen auf Hautreize unvermindert fortbestehen.

plexiforme Schicht, hineinragen (*4*). Auf sie folgt die sogenannte innere Körnerschicht (*5*), hierauf die schmälere äußere granulierte oder plexiforme Schicht (*6*); nach außen von ihr schließt die äußere Körnerschicht an (*7*), die bis dicht an die Schicht des Sinnesepithels heranreicht, von ihm durch die äußere Grenzmembran (*8*) geschieden. Das Sinnesepithel selbst oder die Schicht der Stäbchen und Zapfen (*9*) wird endlich von der Pigmentschicht (*10*) bedeckt, die zugleich die Retina von der Aderhaut scheidet.

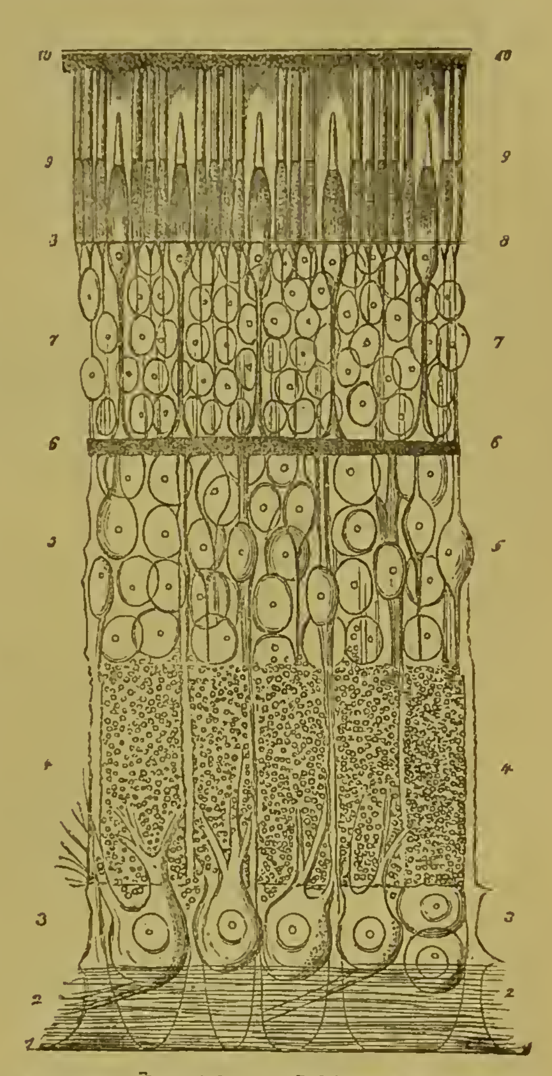


Fig. 140. Übersicht der Schichten in der Netzhaut des Menschen, 400mal vergr., nach M. SCHULTZE. (Die von RAMON Y CAJAL gebrauchten Bezeichnungen sind in Klammern beigefügt.) *1* strukturlose innere Grenzmembran, Membrana limitans interna. *2* Optikusfaserschicht. *3* Ganglienzellenschicht. *4* innere granulierte oder retikuläre (plexiforme) Schicht. *5* innere Körnerschicht (Schicht der bipolaren Zellen). *6* äußere granulierte oder retikuläre (plexiforme) Schicht. *7* äußere Körnerschicht (Schicht der horizontalen Zellen). *8* äußere Grenzmembran, die von den Stäbchen und Zapfen siebförmig durchbrochen ist, Membrana limitans externa. *9* Stäbchen- und Zapfenschicht. *10* Pigmentschicht.

Aus solchen, die Elemente möglichst in unveränderter Beschaffenheit darbietenden Durchschnitten lassen sich nun aber in Anbetracht der großen Komplikation der Struktur weder alle Bestandteile deutlich sondern, noch in ihren Beziehungen zueinander verfolgen. Erst durch die Färbemethoden, welche die einzelnen, namentlich die nervösen Elemente zu isolieren gestatten, ist es daher möglich gewesen, ein klareres Strukturbild zu gewinnen, das namentlich über die Art des Zusammenhangs der Optikusfasern mit den Zellen des Sinnesepithels Rechenschaft gibt. Die Fig. 141 zeigt dieses Strukturbild, wie es sich vor allem nach den Untersuchungen von RAMON Y CAJAL darstellt. Demnach tragen zunächst die sogenannten granulierten und Körnerschichten diese Namen mit Unrecht: jene enthalten nämlich nicht Körner, sondern ein dichtes Geflecht nervöser Fibrillen, die nur auf Durchschnitten den Anschein von Körnern annehmen.

Ramon unterscheidet sie daher als äußere und innere plexiforme Schicht (*IV* und *VIII* Fig. 141). Die sogenannten Körnerschichten aber enthalten nur in ihren äußersten Teilen kornähnliche Gebilde, die Kerne der Sehzellen (*III*), in ihren inneren Teilen dagegen verschiedene Formen von Nerven-

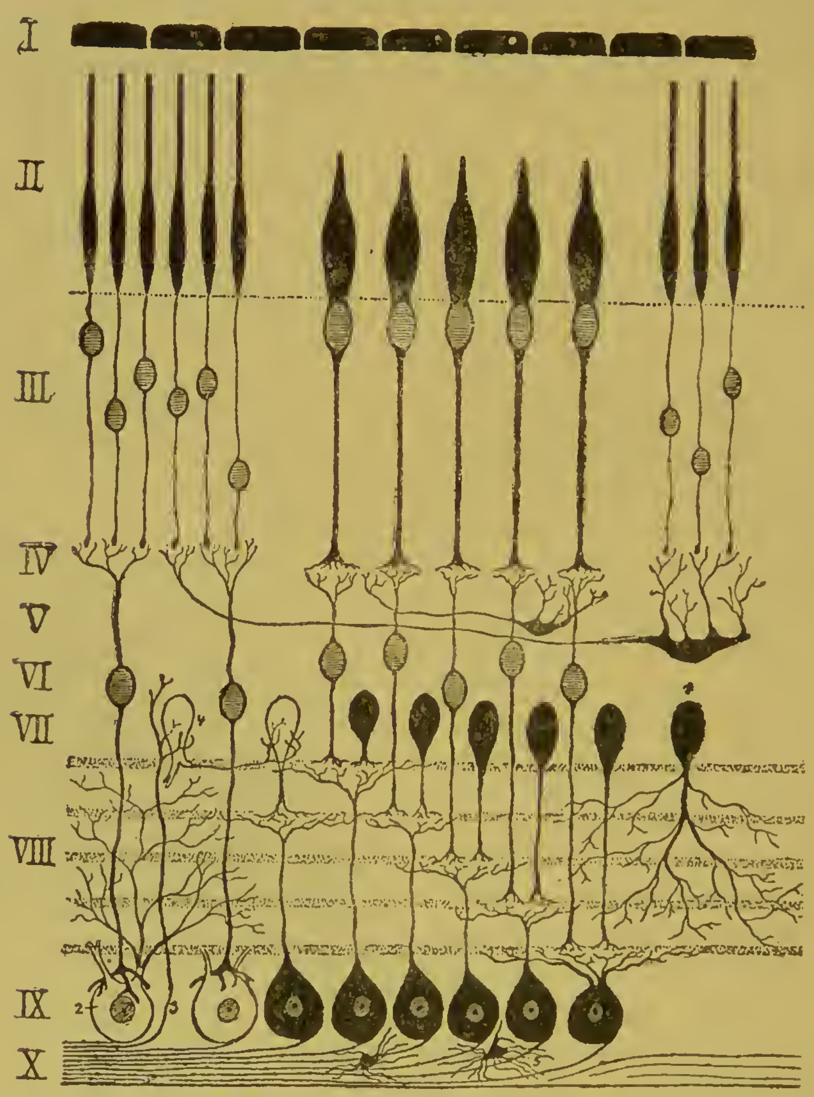


Fig. 141. Schema der Nervenendigungen und der Nervenzellen in der Retina, nach Ramon y Cajal und R. Greeff. *I* Pigmentepithelschicht. *II* Stäbchen- und Zapfenschicht (Sehzellen). *III* Körner der Sehzellen. *IV* äußere plexiforme Schicht. *V* Schicht der horizontalen Zellen. *VI* Schicht der bipolaren Zellen. *VII* Schicht der unipolaren (amakrinen) Zellen. *VIII* innere plexiforme Schicht. *IX* Ganglienzellenschicht. *X* Nervenfaserschicht. *1* unipolare Zelle. *2* Ganglienzelle. *3* mutmaßliche zentrifugale Nervenfaser. *4* mutmaßliche unipolare Assoziationszelle. *5* Bindegewebszellen der Neuroglia.

zellen mit ihren Ausläufern; und zwar folgen von außen nach innen aufeinander: eine Schicht horizontaler Zellen (*V*), die an Ausdehnung bedeutendste Schicht bipolarer Zellen (*VI*), nach innen von ihnen und teilweise zwischen sie hinreichend unipolare Zellen mit kurzen nach innen gekehrten

und stark sich verästelnden Fortsätzen, von RAMON »amakrine«, d. h. Zellen mit nicht langen Ausläufern, genannt (*VII*), und hierauf schließlich, nachdem die Fibrillen die innere plexiforme Schicht (*VIII*) durchsetzt haben, die großen multipolaren Zellen der Ganglienzellenschicht (*IX*). Die Neuriten der letzteren gehen nach innen in Optikusfasern über, während die nach außen gerichteten Dendriten sich in feine Fasern auflösen, die mit den verschiedenen Fibrillenfortsätzen der andern Zellen, namentlich mit denjenigen der bipolaren und durch diese mit den Stäbchen und Zapfen in Verbindung treten. Dabei sind die Leitungswege zu diesen beiden Elementen etwas verschieden gestaltet. Die Stäbchen gehen nämlich nach innen in feinste Fäden mit knopfartigen Enden über, die mit Fibrillenausläufern der bipolaren Zellen in Kontakt stehen; auf der andern Seite kommen dann aus diesen Zellen Fasern hervor, die sich unmittelbar auf der Oberfläche der großen Zellen der Ganglienzellenschicht zersplittern. Jeder Zapfen dagegen endigt mit einem breiteren Fuß, der ebenfalls mit Dendriten einer bipolaren Zelle in Kontakt tritt; und diese hat dann auf ihrer andern Seite einen kürzeren, sich bald zerfasernden Fortsatz, dessen Endsplitterung mit der ähnlichen eines Fortsatzes einer großen Ganglienzelle in Kontakt steht. Hiernach wird man als die zentripetale Hauptleitung der Optikusbahn den Weg von den Optikusfasern durch die großen Ganglienzellen und die bipolaren Zellen nach den Sehzellen (Stäbchen und Zapfen) anzusehen haben. Daneben treten nun aber einzelne Optikusfasern durch die Ganglienzellenschicht hindurch, um, ohne diese Zellen zu berühren, in der Schicht der horizontalen und der äußeren bipolaren Zellen zu endigen (*3* Fig. 141). Da sie allem Anscheine nach Neuriten höher oben in den Mittelhirnzentren gelegener Zellen sind, so vermutet man in ihnen die Endigung einer zentrifugalen Bahn (s. oben S. 234, Fig. 78). Unsicherer ist die Bedeutung der horizontalen und der unipolaren (amakrinen) Zellen. Doch machen die ersteren, und teilweise auch die letzteren nach dem Verlauf ihrer Fortsätze den Eindruck von Querleitungen. Es scheint also wohl möglich, daß sie teils die benachbarten nervösen Elemente einer und derselben Retina (so besonders die Horizontalzellen), teils aber auch durch Vermittelung der Mittelhirnzentren die Retinen beider Augen miteinander verbinden (so vielleicht manche der unipolaren Zellen)[1]. Der letzteren Verbindung würden dann wohl auch die zentrifugalen Fasern, als der von der anderen Retina herkommende Anteil dieser Bahn, dienen[2].

[1] Hierfür ließe sich vielleicht auch eine gewisse Formähnlichkeit dieser horizontalen und »amakrinen« Zellen mit den Schalt- und den Sternzellen der Großhirnrinde (Fig. 95, 96, S. 271 f.) anführen.

[2] M. SCHULTZE, Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 2, 1866, S. 165, 175. Bd. 3, S. 215, 404. Bd. 5, S. 1, 329. Bd. 7, S. 244. DOGIEL, ebend. Bd. 38, S. 317ff. RAMON Y

Physiologische Tatsachen zeigen, daß nur die Stäbchen und Zapfen, nicht aber die Optikusfasern oder Ganglienzellen der Retina durch Licht reizbar sind. Die Eintrittsstelle des Sehnerven, wo jene fehlen, ist unerregbar für Lichtreize. Sie bildet den blinden oder MARIOTTEschen Fleck[1]. Ferner können wir bei geeigneter, namentlich schräger Beleuchtung des Auges den Schatten unserer eigenen Netzhautgefäße als nach außen versetzte Gefäßfigur wahrnehmen, was beweist, daß die durch Licht reizbaren Teile in den tieferen Schichten der Retina liegen[2]. Hier erhebt sich nun aber die Frage, ob etwa die verschiedenen Teile des Nervenepithels bei der Umwandlung der Lichtreizung in die Nervenerregung eine wesentlich abweichende Funktion haben. Die Elemente dieses Epithels, die Stäbchen und Zapfen, sind analog zusammengesetzt: beide bestehen aus einem Innen- und einem Außengliede, die durch eine Querlinie von einander getrennt sind. Doch sind Innen- und Außenglied der Stäbchen mehr zylindrisch geformt, während das viel breitere Innenglied der Zapfen eine spindelförmige, das kurze und schmale Außenglied eine kegelförmige Gestalt hat (Fig. 142). Die das Licht stärker brechenden Außenglieder beider Elemente zeigen ferner zuweilen schon im frischen, immer aber im mazerierten Zustande eine deutliche Querstreifung, so daß jedes aus einer Reihe sehr dünner Plättchen zusammengesetzt scheint. Die Innenglieder dagegen zerfallen in einen äußeren, längsgestreiften und in einen

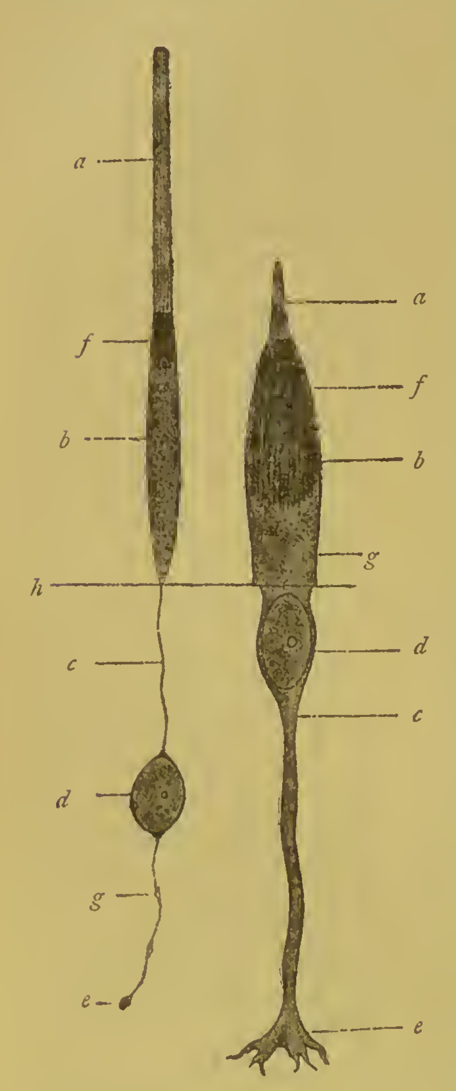


Fig. 142. Stäbchen und Zapfen vom Menschen, außerhalb der Macula lutea, nach R. GREEFF, 1000mal vergr. *a* Außenglied. *b* Innenglied. *c* Stäbchen- und Zapfenfaser. *d* Stäbchen- und Zapfenkorn. *e* Endigung der Faser (Stäbchenkorn, Zapfenfuß). *f* Ellipsoid. *g* Myoid. *h* Membrana limitans externa.

CAJAL, Die Retina der Wirbeltiere. Deutsch von R. GREEFF, 1894. R. GREEFF, Der Bau der menschlichen Retina. (4 Tafeln mit Text.) 1896. Mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut, in GRAEFE und SAEMISCH, Handbuch der gesamten Augenheilkunde[2], Bd. 1, 1900, Kap. V, S. 74 ff.

[1] Die Erscheinungen desselben vgl. bei den Gesichtsvorstellungen (Kap. XIV).

[2] H. MÜLLER, Über die entoptische Wahrnehmung der Netzhautgefäße. Verhandlungen der Würzburger phys.-med. Ges., Bd. 5, 1854, S. 411. Wieder abgedruckt in H. MÜLLERs Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges, 1872, S. 27 ff.

inneren körnigen Bestandteil (*f* und *g*), die man das »Ellipsoid« und das »Myoid« genannt hat. Endlich sind die Außenglieder der Stäbchen in der lebenden Netzhaut, so lange sie der Lichteinwirkung entzogen bleiben, durch einen in ihnen aufgelösten Farbstoff, den Sehpurpur, gefärbt. Diesen Farbstoff bewahrt auch die tote Netzhaut, wenn sie dem Lichte entzogen bleibt, unter der Lichtwirkung wird er aber rasch zuerst gelb und dann weiß[1]. Beim Frosch entdeckte BOLL in einzelnen Stäbchen einen grünen Farbstoff, der langsamer im Lichte bleichte. Den Kristallstäbchen der Wirbellosen sowie den Außengliedern der Zapfen fehlen solche Farbstoffe. Doch kommen bei den Vögeln in den Innengliedern der Zapfen rote, gelbe und grüngelbe Pigmente vor, die sich übrigens von dem Sehpurpur wesentlich dadurch unterscheiden, daß sie lichtbeständig und in der Regel ausschließlich in kleinen Ölkugeln an der Grenze zwischen Außen- und Innenglied abgelagert sind. Beim Menschen und bei den Säugetieren sind die Innenglieder farblos. Sie zeigen aber an den Stäbchen wie Zapfen nicht nur Größen-, sondern auch mannigfache Formunterschiede. Namentlich sind die Zapfen am gelben Fleck, wo sie dicht gedrängt stehen und die Stäbchen fehlen, schmaler und länger als an den Seitenteilen. Wahrscheinlich wichtiger für den Sehakt und jedenfalls konstanter als die Farbstoffe im Innern der Sinneszellen ist endlich das dunkelbraune oder schwarze Pigment, das, ein Erzeugnis bindegewebiger Zellen der unterliegenden Aderhaut, die ganze Außenfläche der Retina überzieht und sich noch zwischen die Außenglieder der Stäbchen und Zapfen hineinerstreckt (Fig. 140, *10*). Auch dieses dunkle Pigment, das in den Sehorganen der höheren Tiere den mannigfachen Sehpigmenten der Wirbellosen am nächsten verwandt erscheint, ist ein lichtbeständiger Farbstoff, der aber, ähnlich wie uns dies schon in den Augen der Arthropoden begegnet ist (S. 447), die Eigenschaft besitzt, unter dem Einfluß des Lichtes in langsame Bewegungen zu geraten, wobei er von der Pigmentschicht aus in die Zwischenräume der Sinneszellen, unter Umständen bis an die Grenze zwischen den Außen- und Innengliedern, eindringt[2]. Als eine Begleiterscheinung dieser Pigmentwanderungen hat man ferner an den Innengliedern der Stäbchen und Zapfen Formänderungen beobachtet, indem sich dieselben bei der Belichtung um ein weniges verkürzten, und im Dunkeln wieder verlängerten[3].

---

[1] BOLL, Monatsber. d. Berliner Akademie, 12. Nov. 1876, 11. Jan. und 15. Febr. 1877. Archiv f. Physiol. 1877, S. 4, 1881, S. 1. KÜHNE, Untersuchungen aus dem physiol. Institut zu Heidelberg, Bd. 1, 1877, S. 1, 105, 225.

[2] ANGELUCCI, Archiv für Physiologie, 1878, S. 353. KÜHNE, HERMANNS Handbuch der Physiologie, Bd. 3, 1879, S. 112. VAN GENDEREN STORT, Archiv f. Ophthalmologie, Bd. 33, 3, 1887, S. 229.

[3] TH. W. ENGELMANN, PFLÜGERS Archiv, Bd. 35, 1885, S. 498.

Nach allem dem mangelt es nicht an Erscheinungen, die auf Beziehungen der Lichtreizung zu Vorgängen innerhalb und außerhalb der Sinneszellen hinweisen, und als deren Substrate hauptsächlich Farbstoffe eine Rolle spielen. Offenbar machen es diese Tatsachen in höchstem Grade wahrscheinlich, daß die Lichterregung in der Netzhaut ein photochemischer Vorgang ist, der in unseren bekannten photographischen Verfahrungsweisen seine nächsten Analoga hat. Gleichwohl läßt sich ein bestimmterer Aufschluß über die Natur der hier stattfindenden chemischen Prozesse den erwähnten Erscheinungen nicht entnehmen, und die in dieser Richtung unternommenen Versuche sind gescheitert, weil sie entweder mit den Tatsachen der Empfindung in Widerspruch gerieten, oder weil sie schließlich doch nicht die wirklich zu beobachtenden Erscheinungen, sondern allerlei gänzlich hypothetische Prozesse zu Hilfe nahmen[1]. Hält man sich an die Erfahrung, so gibt es offenbar hauptsächlich drei Beobachtungen, die möglicherweise für den Prozeß der Lichtempfindung in Betracht kommen: die Bleichung des Sehpurpurs, die Pigmentwanderung, und endlich die verschiedene Verteilung der beiden Hauptformen der Sehzellen, der Stäbchen und Zapfen auf der Retina. Unter diesen Erscheinungen ist die Bleichung des Sehpurpurs diejenige, die am eindringlichsten auf eine chemische Lichtwirkung hinweist. Nichtsdestoweniger schließt hier der Umstand, daß die Zapfen, die in der menschlichen Netzhaut in der Region der Zentralgrube allein vorkommen, gar keinen Purpur führen, eine Beziehung dieses Farbstoffs und seiner Zersetzung zu den fundamentalen Vorgängen der Lichtempfindung von vornherein aus, da gerade die Netzhautmitte alle möglichen Lichtempfindungen vermitteln kann. Am ehesten ließe sich daher diese Substanz mit einer Tatsache in Verbindung bringen, hinsichtlich deren wirklich, wie wir sehen werden, ein gewisses Übergewicht der peripheren Netzhautregionen über die Netzhautmitte besteht: das ist die größere Empfindlichkeit jener für sehr schwache Lichtreize. Danach ist es denkbar, daß der Sehpurpur zwar nicht selbst die Bedeutung eines den Prozeß der Lichtempfindung vermittelnden Stoffes, aber den einer Hilfssubstanz besitzt, die, je mehr sie sich anhäuft, um so empfindlicher die eigentliche photochemische Substanz für die Lichteinwirkung macht. Als ein solcher »Sensibilisator« würde der Sehpurpur durch seine Zersetzung im Lichte unwirksam werden: zusammenhängend mit der sogenannten »Adaptation«

---

[1] Als Versuche solcher photochemischer Hypothesen, die zum Teil freilich auch von ihren Urhebern bereits wieder aufgegeben worden sind, seien hier genannt: G. Stanley Hall, Proceedings of the American Academy, 1878, p. 402. C. Ladd Franklin, Mind, 1893, p. 473. Psychol. Rev., vol. 2, 1895, p. 130. Ebbinghaus, Zeitschrift für Psychol. Bd. 5, 1893, S. 145. Arth. König, Über den menschlichen Sehpurpur und seine Bedeutung für das Sehen. Sitzungsber. der Berliner Akademie, 1894, S. 577.

der Netzhaut, d. h. mit der Erscheinung, daß das Auge im Dunkeln lichtempfindlicher wird, im Hellen aber gegen Licht sich abstumpft[1]. Wesentlich anders verhält es sich mit den Pigmentwanderungen. Sie sind Erscheinungen, die möglicherweise mit den photochemischen Sehprozessen direkt gar nichts zu tun haben. Wie sie im Arthropodenauge sehr wahrscheinlich mit der Anpassung für Lichtstärken und für das Sehen in Nähe und Ferne zusammenhängen (S. 450 f.), so ist es keineswegs undenkbar, daß sie auch noch im Auge der Wirbeltiere und des Menschen, ähnlich der Bleichung des Sehpurpurs, zu jenen außerordentlich empfindlichen Anpassungsvorrichtungen für Licht und Dunkel gehören, auf die eine große Zahl der später zu besprechenden Veränderungen der Lichtempfindung und der Lichtempfindlichkeit bei wechselnder Lichtstärke hinweisen. Auch im Wirbeltierauge wird ja, wenn sich im Dunkel das Pigment hinter die Außenglieder zurückzieht, oder wenn es umgekehrt infolge der Lichteinwirkung die Sehzellen in weiterer Ausdehnung umscheidet, darin eine Regulierungsvorrichtung gegeben sein, durch die schwaches Licht wirksamer, starkes aber durch die Absorption der Strahlen relativ unschädlich gemacht wird, während zugleich die vollkommenere Sonderung der Sehzellen die Diffusion der Erregungen verhütet. Daneben ist es freilich durchaus nicht unmöglich, daß die Protoplasmabewegungen, deren Ausdruck jene Pigmentwanderungen sind, selbst an der Zuführung photochemisch wirksamer Stoffe beteiligt sind. Solche mehrfache Wirkungen sind ja häufige Begleiter der Lebensvorgänge. Doch nähere Aufschlüsse über die Natur der photochemischen Prozesse geben uns auch die Pigmentwanderungen um so weniger, als sie an allen Sehzellen in wesentlich gleichförmiger Weise vor sich zu gehen scheinen, also über die ganz allgemeine Annahme einer funktionellen Beziehung nirgends mit Sicherheit hinausführen.

Anders verhält sich dies mit der dritten der oben erwähnten Erscheinungen, mit der verschiedenen Verteilung der beiden Formen der Sinneszellen, der Zapfen und Stäbchen, über die einzelnen Gebiete der Retina im Auge der Säugetiere und des Menschen. Hier ist, da sich die Empfindungen in der ausschließlich Zapfen führenden zentralen Region mit denen der vorwiegend Stäbchen führenden peripheren Gebiete unschwer vergleichen lassen, zugleich die Möglichkeit geboten, wenigstens indirekt Beziehungen dieser Elemente zu den etwaigen Verschiedenheiten der photochemischen Vorgänge festzustellen. In der Tat werden wir sehen, daß solche Empfindungsunterschiede existieren. Während nämlich die Zapfenregion des normalen Auges alle Arten von Licht, das farbige

---

[1] Vgl. unten Kap. X, 4.

wie das farblose, gleich vollkommen empfindet, ist in den seitlichen, den sogenannten Stäbchenregionen, besonders die Empfindlichkeit für farbloses Licht ausgebildet; das farbige aber wird mit wachsender Entfernung von der Netzhautmitte immer unvollkommener empfunden, und in den seitlichsten Teilen erscheint alles Licht farblos. Auf diese Erscheinungen hat daher J. VON KRIES die Vermutung gegründet, die Zapfen seien die spezifischen Elemente der Farbenempfindung, die Stäbchen dagegen seien bloß imstande Licht und Dunkel zu unterscheiden[1]. Aber diese Annahme ist nicht durchführbar. Denn nicht nur besteht in Teilen der Netzhaut, die überwiegend Stäbchen führen, immer noch eine deutliche Farbenempfindung; entscheidend ist vor allem, daß die Zapfenregion ebensowohl für Farben wie für hell und dunkel empfindlich ist. Wahrscheinlich hängt daher die verschiedene Reaktion der Sinneszellen in den einzelnen Regionen der Retina überhaupt nicht mit diesen Formunterschieden zusammen, sondern sie beruht auf Abweichungen der chemischen Struktur der Elemente, die von ihrer äußeren Form relativ unabhängig sind, und die allgemein darin bestehen, daß in den seitlicher gelagerten die photochemischen Prozesse weniger differenziert sind. Bedenkt man, daß die Hauptunterschiede der äußeren Form nicht die Innen-, sondern die Außenglieder treffen, die direkt vermutlich gar nichts mit der photochemischen Erregung der Empfindung zu tun haben, so dürfte darum eine andere Deutung dieser Formunterschiede näher liegen. Die stark lichtbrechende Beschaffenheit der Außenglieder läßt nämlich in denselben katoptrische Hilfsapparate vermuten, analog wie die Kristallkegel in den Augen der Wirbellosen dioptrische Vorrichtungen sind. Nachdem im Wirbeltierauge jene wichtige Umkehrung der Bestandteile des Sehorgans eingetreten ist, welche die bei den Wirbellosen vom Lichte abgewandten Optikuselemente dem Lichte zukehrt, ist damit auch für die Sinneszellen selbst eine entsprechende Umkehrung und mit dieser eine solche ihrer optischen Bedeutung gegeben: die ursprünglich dioptrisch wirkenden Elemente müssen in katoptrische übergehen[2]. In dieser katoptrischen Wirkung sind aber die Außenglieder der Stäbchen

---

[1] J. VON KRIES, Berichte der naturf. Gesellsch. in Freiburg i. B. 1894, S. 61. Zeitschrift für Psychol. und Physiol. der Sinnesorgane, Bd. 9, 1895, S. 81. Bd. 15, 1897, S. 327. Dagegen: SHERMAN, Philos. Stud., Bd. 13, 1897, S. 434. TSCHERMAK, PFLÜGERS Archiv, Bd. 70, 1898, S. 297.

[2] Dabei würden übrigens die Außenglieder der Sehelemente nicht sowohl als Äquivalente der Kristallstäbchen im Arthropodenauge anzusehen sein, welche letzteren vielmehr genetisch den durchsichtigen Medien des einheitlichen Auges, speziell der Linse entsprechen, sondern sie würden jenen Ausscheidungen oder Verlängerungen der Sehzellen im einheitlichen Auge der Wirbellosen äquivalent sein, die man als distales Rhabdomen (PURCELL, Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. 58, 1894, S. 13 ff.) oder im Auge der Cephalopoden als Stäbchen und Stäbchenkolben bezeichnet hat (LENHOSSEK, ebend. Bd. 58, S. 642, Fig. 1). Siehe oben Fig. 119, S. 448.

denen der Zapfen offenbar weit überlegen, namentlich wenn man bedenkt, daß die mikroskopische Untersuchung bei beiden eine Plättchenstruktur erkennen läßt, vermöge deren die Reflexionswirkung mit der Dicke der Schichten zunehmen muß. Hiernach würden die Außenglieder als Hilfsapparate aufzufassen sein, die wieder, analog dem Sehpurpur, die größere Lichtempfindlichkeit der peripheren Netzhautregionen verstärken. Mit der verschiedenen Entwicklung der Außenglieder hängt dann aber vielleicht die abweichende Gestalt auch der Innenglieder und die verschiedene Form der Leitung zu den Ganglienzellen (Fig. 141) zusammen, da auch diese Verhältnisse bei den schmäleren und in direkterer Leitung mit den großen Ganglienzellen verbundenen Stäbchen die Lichtreizung wohl zu einer konzentrierteren machen als bei den breiteren Zapfen; wogegen man bei diesen wiederum vermuten kann, daß sie der Ablagerung photochemisch wirksamer Substanzen einen größeren Raum bieten und insofern allerdings feinere Abstufungen der Reaktionen ermöglichen.

Sind so die an der Netzhaut nachweisbaren Wirkungen der Belichtung sowie die verschiedene äußere Gestalt der Sehzellen im wesentlichen wahrscheinlich auf sekundäre Momente, nicht auf die mit der Empfindung direkt zusammenhängenden photochemischen Vorgänge zurückzuführen, so bleiben demnach rücksichtlich der letzteren unsere Schlüsse vorläufig auf das beschränkt, was uns die experimentelle psychologische Analyse der Licht- und Farbenempfindungen an die Hand gibt. Dabei ist nun von dem allgemeinen psychophysischen Prinzip auszugehen, daß, wie sich auch Empfindung und photochemische Reizung zu einander verhalten mögen, im allgemeinen qualitativen Unterschieden der ersteren notwendig Unterschiede der letzteren entsprechen werden. Nur auf der so gewonnenen Grundlage direkter Beobachtungen werden dann auch anderweitige Analogien photochemischer Wirkungen, namentlich die bei der Farbenphotographie sich darbietenden, zur näheren Fixierung unserer Vorstellungen über die stattfindenden Vorgänge benutzt werden können. Die Theorie der Lichterregung wird uns darum erst beschäftigen, wenn die für sie maßgebenden Empfindungsphänomene eingehend erörtert sind (Kap. X, 4). Zunächst ist aber, als maßgebend für die allgemeine Auffassung der Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung, festzuhalten, daß es zahlreiche Netzhautelemente gibt, deren jedes, je nach der Beschaffenheit der äußeren Lichtreize, alle diejenigen Prozesse in sich entwickeln kann, die in dem vollständigen System unserer Licht- und Farbenempfindungen ihren subjektiven Ausdruck finden, wogegen in andern Elementen jene Prozesse unvollständiger sind und sich schließlich auf den bloßen Wechsel zwischen Hell- und Dunkelerregung beschränken.

Nun gehören die vollständigen photochemischen Elemente im menschlichen Auge dem zentralen Gebiet der Netzhaut an. Es besteht aber nicht der geringste Grund anzunehmen, daß ein einzelner Zapfen dieses Gebietes nicht sämtliche Licht- und Farbenerregungen unseres optischen Empfindungssystems auslösen könne. In den Seitenteilen der Netzhaut beschränkt sich dann allerdings um so mehr, je exzentrischer sie liegen, der Umfang der photochemischen Prozesse. Auch die äußersten Sehzellen bleiben jedoch mindestens jener beiden Vorgänge, die wir als Hell- und als Dunkelerregung bezeichnen, zugleich fähig. Demnach finden die Verhältnisse der Sehzellen ihre nächste physiologische Analogie in den Eigenschaften der Schmeckzellen (S. 465). Nur ist bei ihnen eine weitergehende und zugleich eine gleichförmigere Differenzierung der Sinneselemente eingetreten, indem sich nicht, wie beim Geschmackssinn, die Sinneszellen, die den abweichenden Reizqualitäten am günstigsten adaptiert sind, räumlich scheiden, sondern indem sich im wesentlichen, von kleineren Schwankungen abgesehen, die aus gewissen, später (Kap. X) zu erörternden Eigentümlichkeiten der seitlichen Lichtempfindungen zu erschließen sind, sämtliche lichtempfindliche Elemente gleichzeitig nach der Vollkommenheit ihrer photochemischen Wirkung und nach ihrer Lage zum Netzhautzentrum gradweise abstufen.

Da Pigmente, wie die vergleichende Anatomie lehrt, zu den konstantesten Bestandteilen der Sehorgane gehören, so ist die Untersuchung der Eigenschaften dieser Pigmente für die Aufhellung der Sehprozesse von besonderer Wichtigkeit. Nun finden sich in den Sehwerkzeugen der verschiedenen Tiere hauptsächlich dreierlei Pigmente: 1) in den Innengliedern mancher Zapfen rote, gelbgrüne und gelbe lichtbeständige Farbstoffe, 2) in den Außengliedern der Stäbchen bei allen Wirbeltieren ein meistens purpurroter, im Licht vergänglicher Farbstoff, der Sehpupur, in seltenen Ausnahmen statt desselben ein grüner, ebenfalls vergänglicher Farbstoff, endlich 3) ein bei den Wirbellosen die Kristallstäbchen umgebender oder frei abgelagerter, bei den Wirbeltieren die Netzhaut außen überziehender Farbstoff, der bei den ersteren rot, violett oder braun, bei den letzteren stets braun gefärbt und ebenfalls im Lichte dauernd ist. Das erste dieser Pigmente hat die beschränkteste, das dritte die ausgedehnteste Verbreitung. Unter allen Pigmenten scheinen ferner diejenigen der Innenglieder in den Zapfen der Vögel und Reptilien am wenigsten veränderlich durch die Lichteinwirkung zu sein. Nur die allgemeine Eigenschaft der Lichtabsorption durch Farbstoffe läßt daher vermuten, daß sie zu der Lichtreizung in Beziehung stehen, und zwar würde anzunehmen sein, daß jedes Pigment die Wirksamkeit der zu ihm selbst komplementären farbigen Strahlen erhöht, weil es diese am meisten absorbiert, d. h. die Energie derselben verbraucht[1]. Die stärksten Veränderungen durch die Lichteinwirkung

[1] Übrigens macht es die sonstige Beschaffenheit der farbigen Ölkugeln in den Augen der Vögel und Reptilien nicht wahrscheinlich, daß sie selbst zu den bei der Lichterregung

erfährt im Gegensatze hierzu der Sehpurpur, der gelöste Farbstoff der Stäbchenaußenglieder; zugleich ist die Geschwindigkeit dieser Veränderungen von der Wellenlänge des Lichtes abhängig, indem sie bei einfarbiger Beleuchtung im Grün am schnellsten, dann in abnehmender Stärke im Blau, Violett, Gelb, und im Rot am langsamsten erfolgen[1]. Das dritte Pigment endlich, dasjenige der eigentlichen Pigmentschicht, dem zugleich die meisten Augenpigmente der Wirbellosen äquivalent sind, erfährt keine Veränderungen in seiner Farbe. Doch sind die Pigmentzellen selbst im Dunkeln reichlicher von Pigment erfüllt, bei der Belichtung werden sie blasser infolge der in die Zwischenräume der Außenglieder stattfindenden Pigmententleerung[2].

Trotz der Bedeutung, die einzelne der Sehpigmente, namentlich die farbigen, der Sehpurpur und die Zapfenpigmente der Vögel und Reptilien, für die photochemischen Vorgänge der Lichtreizung besitzen mögen, müssen wir doch annehmen, daß diese zumeist in farblosen Substanzen stattfinden, da die Zapfen und die Innenglieder der Stäbchen, die Hauptsubstrate jener Vorgänge, bei den meisten Wirbeltieren farblos sind und durch die Einwirkung farbigen Lichtes keine nachweisbaren Farbenänderungen erfahren[3]. Dagegen beobachtete TH. W. ENGELMANN[4], daß sich die Innenglieder der Netzhautelemente unter der Einwirkung von Licht verkürzten und im Dunkeln wieder verlängerten. Nun kann man allerdings bezweifeln, ob diese Lichtveränderung mit dem Sehakte etwas zu tun habe, da ähnliche Wirkungen der Belichtung auch an andern lebenden Zellen zu beobachten sind. Doch ist bemerkenswert, daß ENGELMANN derartige Formänderungen der Innenglieder sogar am nichtbelichteten Auge beobachten konnte, wenn er das andere Auge dem Licht aussetzte, ein Versuch, der zugleich auf jene sensible Reflexbahn zwischen den beiden Netzhäuten hinzuweisen scheint, die auch durch die anatomische Untersuchung (S. 233 f., 485) und überdies durch funktionelle Beziehungen der beiden Augen nahegelegt wird (s. unten Kap. X, 4). Zu der Annahme einer derartigen Verbindung gelangte überdies ENGELMANN noch bei der Untersuchung der elektrischen Eigenschaften des Auges. Er fand nämlich, daß der Strom, der durch Ableitung vom Auge des Frosches am Galvanometer nachweisbar war, in seiner Stärke schwankte, als das Auge der andern Seite durch Licht gereizt wurde[5]. Dabei dürfen die Stromschwankungen bei der Lichtreizung des Auges, die auch noch von andern Beobachtern wahrgenommen wurden[6], wohl hier, ebenso wie der Aktionsstrom der Muskeln bei ihrer Kon-

---

beteiligten photochemischen Bestandteilen gehören. Eher könnte man daran denken, daß durch die Absorption in ihnen die Wirksamkeit der entsprechenden Strahlen abgeschwächt wird, daß sie also eine Schutzeinrichtung sind, die mit dem Leben der Tiere in einem gleichförmig gefärbten Medium zusammenhängt. Dadurch würde sich zugleich die Lichtbeständigkeit dieser Farbstoffe erklären.

[1] KÜHNE, Untersuchungen aus dem physiol. Institut zu Heidelberg, Bd. 1, S. 185 ff. Die eleganteste Form für die Nachweisung der Lichtbleichung besteht in der von KÜHNE gelehrten Herstellung von »Optogrammen«, d. h. in der Erzeugung von Bleichungsbildern heller Objekte auf der roten Netzhaut im Dunkeln gehaltener Tiere.

[2] KÜHNE, Chemie der Netzhaut, HERMANNS Physiol., Bd. 3, S. 332. VAN GENDEREN STORT, Archiv f. Ophth., Bd. 33, 3, S. 229 ff.

[3] Vgl. übrigens dazu die unten (Nr. 4, c) folgenden Bemerkungen.

[4] PFLÜGERS Archiv, Bd. 35, S. 498.

[5] TH. W. ENGELMANN, Festschrift zu HELMHOLTZ' 70. Geburtstag, 1891, S. 195.

[6] DEWAR and M'KENDRICK, Transact. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 27, 1874, p. 156. WALLER, Brain, Vol. 18, 1895, p. 200.

traktion, an und für sich als Symptome chemischer Zersetzungsvorgänge gedeutet werden.

Gegenüber den Innengliedern der Zapfen und Stäbchen, die als die eigentlichen Sinneszellen aufzufassen sind, stellen nun die Außenglieder schon anatomisch eine Cuticularbildung dar, die durch ihre stark lichtbrechenden Eigenschaften auf eine bestimmte optische Funktion hinweist. Mit der Lichtempfindung würde sich diese optische Funktion offenbar nur dann in Verbindung bringen lassen, wenn der physiologische Vorgang der Lichterregung selbst nicht als ein chemischer, sondern als ein mechanischer, direkt auf bestimmte Modifikationen der Lichtschwingungen zurückzuführender gedeutet werden könnte. Eine solche mechanische Empfindungstheorie wurde in der Tat von W. ZENKER auf Grund der von M. SCHULTZE entdeckten Plättchenstruktur der Außenglieder angedeutet, indem er dabei eine von ihm über die Entstehung der Farben bei der Farbenphotographie entwickelte Theorie auf den Vorgang des Sehens anwandte. Danach sollten die Licht- und speziell die Farbenempfindungen auf die in dünnen Plättchen entstehenden Interferenzerscheinungen zurückzuführen sein. Als die eigentlichen Empfindungselemente würden dann die Außenglieder der Stäbchen und Zapfen gelten müssen[1]. Abgesehen davon, daß dies an und für sich unwahrscheinlich ist, widerspricht die Analogie zwischen Lichtanalyse und Klanganalyse, die ZENKER seiner Hypothese zugrunde legte, durchaus den Erscheinungen des Lichtsinnes. Ebenso aber gibt dieselbe über Nachbilder, Kontrast usw. keine zureichende Rechenschaft. Immerhin bleibt es ein richtiger Gedanke der ZENKERschen Theorie, daß die nächsten physikalischen Analogien, auf die man zurückgehen muß bei dem Versuch, über die Lichtwirkungen in der Netzhaut Rechenschaft zu geben, wahrscheinlich in den Erscheinungen der farbigen Photographie gegeben sind. Diese kann aber wieder, wie die nähere Analyse ihrer Bedingungen gezeigt hat, auf doppeltem Wege zustande kommen: erstens auf mechanischem, indem stehende Wellen entstehen, bei denen die Moleküle der belichteten Schicht in denselben Wellenlängen weiterschwingen, in denen sie von dem äußeren Lichte getroffen wurden; und zweitens auf chemischem, indem das Licht von bestimmten Stoffen absorbiert wird und durch Zersetzung derselben andere, farbige Stoffe erzeugt[2]. Nun ist nach dem ganzen Charakter der Sehprozesse, ihren Begleiterscheinungen und subjektiven Folgewirkungen durchaus anzunehmen, daß dieselben in der zweiten dieser Formen der

---

[1] M. SCHULTZE, Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 3, 1867, S. 248. W. ZENKER ebend. S. 249 ff. Vgl. auch W. ZENKER, Lehrbuch der Photochromie, 1868. 2. Aufl. herausgeg. von B. SCHWALBE, 1900. Näheres zur Kritik der ZENKERschen Theorie vgl in der ersten Auflage dieser Grundzüge (1874), S. 333 f. Übrigens sind solche Versuche einer mechanischen Lichtempfindungstheorie gelegentlich auch mit der Voraussetzung, daß die Innenglieder die empfindenden Apparate seien, verbunden worden. Weiter ausgeführt ist eine solche Theorie von A. GÖLLER, wobei derselbe aber nicht, wie ZENKER, von den Interferenz-, sondern von den Polarisationserscheinungen ausgeht, indem er speziell die Rotationspolarisation in einem Quarzkristall als Analogie benutzt. Die Achse der elliptischen Schwingungen soll dabei der Farbenqualität, die Amplitude der Schwingungen der Lichtintensität entsprechen. (Archiv für Physiologie, 1889, S. 139.) Doch sind die Grundlagen dieser sinnreichen Theorie allzu hypothetisch. Auch würden sich aus ihr kaum die Nachwirkungen der Lichterregung, die Kontrasterscheinungen usw. ohne die Zuhilfenahme weiterer unwahrscheinlicher Hilfshypothesen ableiten lassen.

[2] O. WIENER, WIEDEMANNs Annalen der Physik, Bd. 50, 1890, S. 205, Bd. 55, 1895, S. 223.

Farbenphotographie, in der Erzeugung von Körperfarben durch die Zersetzung lichtempfindlicher Substanzen, ihr Analogon haben. Dabei ist nur bemerkenswert, daß die der Farbenzersetzung unterliegenden Substanzen in diesem Fall selbst in der Regel farblos sind, und daß die Lichtwirkungen, obgleich sie als photochemische Prozesse viel länger dauern als die Erregungen der mechanischen Sinne, doch im Vergleich mit den sonstigen photographischen Wirkungen relativ schnell vergehen. Aus diesem Grunde, und da überdies die Wirkungen an die lebenden Sehsubstanzen gebunden sind, läßt sich vorläufig an eine unmittelbare objektive Nachweisung der photochemischen Effekte hier nicht denken, sondern wir bleiben auf die aus den subjektiven Phänomenen der Empfindung sich ergebenden Schlüsse angewiesen. Ist der photochemische Prozeß der Lichtempfindung aller Wahrscheinlichkeit nach an die Innenglieder der Zapfen und Stäbchen gebunden, so wird nun aber um so mehr für die Außenglieder eine rein optische Funktion nahegelegt; und diese läßt sich wohl zu den verschiedenen Eigenschaften der Gebilde in den Regionen des zentralen und des peripheren Sehens sowie zu den genetischen Verhältnissen des Sehorgans in die einfachste Beziehung bringen, wenn man sie, wie oben ausgeführt, als eine katoptrische auffaßt[1].

4. Allgemeine Ergebnisse aus den Tatsachen der Sinnesentwicklung.

a. Vergleichender Rückblick auf die Strukturverhältnisse der Sinnesorgane.

Vergleichen wir die Einrichtungen, die in den verschiedenen Sinnesorganen zur Auffassung der Reize getroffen sind, so bietet der allgemeinste Sinn, der Tastsinn, die einfachsten Verhältnisse dar. Die Druckreize können hier wahrscheinlich durch die Nervenfasern selbst aufgenommen werden; nur an einzelnen Stellen finden sich Vorrichtungen, durch welche die Zuleitung der Eindrücke zu den Nervenenden erleichtert wird. Ob außerdem noch besondere Endapparate für die Wärme- und Kältereize existieren, bleibt ungewiß: die Verhältnisse der Reizbarkeit lassen in diesem Fall die Vermutung einer indirekten, durch die erregende oder hemmende Wirkung der Gefäßinnervation vermittelten Wirkung als gerechtfertigt erscheinen. Hierdurch würde die durch die Eigenschaften der Empfindung nahe gelegte Vorstellung, daß kalt und warm, ebenso gut wie schwarz und weiß, gegensätzliche Empfindungen sind, wieder in ihre Rechte eingesetzt. Es würde sich aber auch weiterhin daraus erklären, daß tatsächlich (im Fieberfrost) Kälteempfindungen infolge vasomotorischer Reizung und ohne entsprechende Temperaturänderungen der

[1] In diesem Sinne haben schon vor langer Zeit und vor der Kenntnis der diese Annahme unterstützenden Plättchenstruktur HANNOVER (MÜLLERS Archiv, 1840, S. 326) und BRÜCKE (ebend. 1844, S. 444) in den Außengliedern katoptrische Apparate vermutet.

Haut vorkommen, und daß an Oberflächen, an denen nur freie Nervenendigungen nachgewiesen sind, Druck- wie Temperaturerregungen stattfinden können. Infolgedessen scheint es geboten, die qualitativen Unterschiede dieser Empfindungen überhaupt nicht auf die Reizung verschiedener Endorgane, sondern auf verschiedene Erregungsprozesse zurückzuführen, während die Endorgane selbst (Tastkörper, Endkolben, VATERsche Körper) ihrer Verbreitung wie ihrer Struktur nach nicht sowohl dazu angelegt scheinen, den äußeren Reiz in andere Reizformen umzuwandeln, als die Reizbarkeit zu erhöhen. Dem Tastsinn stehen sodann der tonische Sinn und der Gehörssinn, die beide auch entwicklungsgeschichtlich auf das engste zusammenhängen, insofern am nächsten, als bei ihnen, ähnlich wie bei den Druckempfindungen, mechanische Erschütterungen der Nervenenden die Reizung bewirken. Diese aber scheinen nicht bloß in dem tonischen Organ des Vorhofs und der Bogengänge, sondern auch in dem zur analytischen Auffassung der Schalleindrücke entwickelten Teil des Organs, in der Grundmembran der Schnecke, die Nervenenden selber zu treffen. Dabei erscheinen die epithelförmigen Endzellen durch die Leichtigkeit, mit der sich mechanische Erschütterungen auf sie übertragen, wohl geeignet, Schallreize von geringer Intensität auf die als Resonanzapparat wirkende Grundmembran fortzupflanzen, während stärkere Schallbewegungen überdies direkt durch die Labyrinthflüssigkeit auf dieselbe übertragen werden können.

Wesentlich anders gestalten sich die Verhältnisse bei den drei weiteren Spezialsinnen. In der Geruchs- und Geschmacksschleimhaut sind zwar ebenfalls nicht selten cilien- oder borstenförmige Fortsätze der Endepithelien an der Reizeinwirkung beteiligt. Aber dabei pflanzt sich doch sichtlich niemals die mechanische Bewegung als solche auf die Endgebilde fort, sondern es ist eine chemische Einwirkung, die, sei es zunächst mittelst jener Fortsätze, sei es durch die unmittelbare Einwirkung auf das Protoplasma der Sinneszellen, den Reizungsvorgang hervorruft. Hier weicht also die Art des letzteren wesentlich von seiner äußeren Ursache ab. Sehr verschiedene Reize können den nämlichen Erregungsvorgang auslösen, und die Beziehung zwischen Qualität der Empfindung und Form des Reizes ist nur eine indirekte, insofern gewissen Klassen chemischer Einwirkung übereinstimmende Formen der Erregung zu entsprechen pflegen. Aber die Empfindung folgt nicht, wie bei den Tönen und Klängen, unmittelbar der Form des Reizes, sondern sie ist nur ein verhältnismäßig rohes Reagens für gewisse bedeutendere Differenzen der chemischen Einwirkung. Dabei stimmen zugleich Geruchs- und Geschmackssinn darin überein, daß offenbar jede Sinneszelle verschiedener chemischer Reizreaktionen fähig ist und daher eine Mehrheit von Empfindungen

vermitteln kann. Nur darin besteht zwischen beiden ein Unterschied, daß die Riechzellen mannigfaltigeren Reizen zugänglich sind, und daß dagegen bei den Schmeckzellen Unterschiede der Reizempfänglichkeit vorkommen, die mit lokalen Eigentümlichkeiten der einzelnen Teile der Geschmacksfläche zusammenhängen. Der Gesichtssinn schließt sich endlich in allen seinen Eigenschaften den beiden letztgenannten Sinnen näher an als dem Gehörs- und dem Tastsinne. Er unterscheidet sich von ihnen nicht sowohl durch die Feinheit der objektiven Reizanalyse — hierin übertrifft er sie kaum, da sehr verschiedene Formen der Lichtreizung für die Empfindung nicht unterscheidbar sind, — als durch die Genauigkeit in der Unterscheidung der subjektiven Reizerfolge, der Empfindungen, die er in die stetige Mannigfaltigkeit der Farben ordnet, der im Gebiete jener niedrigeren chemischen Sinne kein ähnlich ausgebildetes Kontinuum entspricht. Bei ihnen sind zu einem solchen nur Bruchstücke vorhanden, die sich teils in gewissen Geruchs- und Geschmacksnuancen, teils in Mischempfindungen zu erkennen geben[1]. Auch von den Sinneszellen der Retina vermag übrigens offenbar jede einzelne photochemische Einwirkungen von sehr verschiedener Beschaffenheit zu erfahren und, analog den Riech- und Schmeckzellen, durch sie mannigfaltige Empfindungen zu vermitteln. Doch finden sich bei ihnen wohl regelmäßigere und deutlicher abgestufte Eigentümlichkeiten, während außerdem photochemische und photomechanische Hilfsvorgänge (Bleichung des Sehpurpurs, katoptrische Einrichtungen und Pigmentwanderungen) bestehen, durch die wahrscheinlich wichtige Unterschiede der intensiven Lichtempfindlichkeit in den peripheren und zentralen Regionen der Netzhaut bewirkt werden.

Durch diese Verhältnisse gewinnt nun die oben (S. 426) vorläufig eingeführte Unterscheidung der mechanischen und der chemischen Sinne ihre nähere Begründung. Bei den mechanischen Sinnen steht der Vorgang in den Nervenfasern dem äußeren Reizungsvorgang viel näher: wir empfinden den letzteren mit ihnen gleichsam unmittelbarer als mit den chemischen, bei denen die Form der Erregung in höherem Grade von der unbekannten Molekularkonstitution der Endorgane abhängt. Insofern sind die mechanischen Sinne die einfacheren. Dem entspricht es auch, daß der allgemeinste unter ihnen, der Tastsinn, die Grundlage für die Entwicklung der Spezialsinne gewesen ist. Bei

[1] Vgl. unten Kap. X, 2. Es mag jedoch Tiere geben, bei denen die beim Menschen nur als Anlage vorhandene Disposition zu einem Kontinuum der Geruchs- und der Geschmacksempfindungen zu einer wirklichen Ausbildung gelangt ist, ebenso wie anderseits Organismen existieren, denen das Kontinuum der Gehörs- und Lichtempfindungen, das der Mensch besitzt, fehlt, obgleich sie einzelne Schall- und Lichtarten unterscheiden.

dreien der letzteren hat sich diese Entwicklung wohl im Anschlusse an Wimperzellen vollzogen, die im niederen Tierreich als besondere Ausstattungen einzelner Teile der Hautbedeckung auftreten. Die sogenannten Hörhaare der tonischen Sinne und des Gehörssinnes, die Fortsätze der Riech- und Geschmackszellen sind Cilien, die durch Lage und Beschaffenheit für bestimmte Reizformen vorzugsweise empfänglich sind. Andere Epithelzellen der Hautbedeckung sind durch Pigmentablagerung und Cuticularbildungen der photochemischen Wirkung des Lichtes zugänglich und so zu Aufnahmegebilden für Lichtreize geworden. Auf den weiteren Stufen der Sinnesentwicklung greifen dann aber außerdem in diese die Rückwirkungen ein, welche die Ausbildung der einzelnen Sinnesorgane auf die zugehörigen Zentralteile des Nervensystems ausübt. Die Anfänge dazu finden sich schon bei den höheren Wirbellosen in der Entwicklung besonderer Ganglien, die einzelnen Sinnesgebieten zugeordnet sind. Bei den Wirbeltieren endlich greift dieses Moment ebensowohl in die Entstehung der Sinnesorgane wie in die des zentralen Nervensystems entscheidend ein, indem die erste Ausbildung eines Vorderhirns durchaus an die mächtigere Entfaltung des Geruchsapparats, bei den höheren Tieren die Gliederung des Mittel- und Zwischenhirns an die des Gesichtssinns gebunden erscheint. Damit hängt es dann auch wohl zusammen, daß gerade diese beiden Sinneswerkzeuge, das Riech- und das Sehorgan, selbst als Fortsetzungen und äußere Provinzen des Gehirns der Wirbeltiere erscheinen, so daß hier der bei der ursprünglichen Ausbildung dieser Sinne ebenfalls vorhandene Zusammenhang mit dem allgemeinen Sinnesorgan der Körperbedeckung zurückgedrängt wird.

In diesen Beziehungen zu dem zentralen Nervensystem ist sichtlich zugleich eine Erscheinung begründet, die auf den vollkommeneren Entwicklungsstufen schon der Wirbellosen allen Sinnesorganen, und dabei freilich den einzelnen wieder in verschiedener Weise, eigen ist. Sie besteht in dem Auftreten von Nervenzellen, die, außerhalb der eigentlichen Zentralorgane gelegen, den Sinneswerkzeugen als Hilfsapparate beigegeben sind. Auch hier scheidet sich der allgemeine Sinn von sämtlichen Spezialsinnen dadurch, daß die den Hautsinnesorganen beigegebenen Nervenzellen zwar außerhalb des Zentralorgans, aber diesem doch in Gestalt der Spinalganglienzellen so nahe liegen, daß die sensibeln Nerven der Haut das ausgedehnteste Neuronengebiet des Körpers bilden (Fig. 21, S. 79). Dem gegenüber ist nun bei allen Spezialsinnen eine letzte Station zentraler Zellen in die Enden der Sinnesnervenleitung verlegt; daher dieses letzte Neuronengebiet in diesem Fall an der Bildung des Sinnesorgans selbst teilnimmt. Man wird nicht umhin können, die Bedeutung dieser Einrichtung mit den allgemeinen Prinzipien der

physiologischen Mechanik der Nervensubstanz in Zusammenhang zu bringen. Nach dieser sind die Nervenzellen Apparate zur Ansammlung von Arbeitsvorrat, die, je nach der Art ihrer Verbindung mit den Nervenfasern, entweder zugeleitete Erregungen hemmen, oder solche verstärkt durch die in ihnen frei werdenden Kräfte auf weitere Fasern übertragen. Dabei werden, um in der Sprache der früher entwickelten Molekularhypothese zu reden, die Sinnesnervenfasern im allgemeinen auf ihrer peripheren Seite mit der peripheren, auf ihrer zentralen mit der zentralen Region der Zellen in Verbindung stehen (S. 137 ff.). In der Tat bestätigt dies die anatomische Untersuchung, nach der in der Regel der Achsenfaden der Zellen in eine Sinnesnervenfaser übergeht. Hiernach können diese Anhangszellen wohl als Vorrichtungen betrachtet werden, die teils den durch die besonderen Endgebilde zugeleiteten Reizungsvorgang verstärken, teils die für eine größere Zahl aufeinander folgender Reizungen erforderliche Kraftsumme den Nerven zur Verfügung stellen.

b. Die Lehre von den spezifischen Sinnesenergien.

Über die Gesamtheit der Tatsachen, die sich auf das Verhältnis der äußeren Reize zu den Empfindungen innerhalb der verschiedenen Sinnesgebiete beziehen, sucht man in der Physiologie in der Regel durch das zuerst von JOHANNES MÜLLER aufgestellte »Gesetz der spezifischen Sinnesenergien« Rechenschaft zu geben. Nach diesem Gesetz soll die Qualität der Empfindung eine der Substanz eines jeden Sinnesnerven durchaus eigentümliche Funktion sein. Indem wir Licht, Schall, Wärme usw. empfinden, komme uns nichts von dem äußern Eindruck, sondern nur die Reaktion unserer Empfindungsnerven auf diesen zum Bewußtsein. Die spezifische Energie aber soll sich in doppelter Weise äußern: einmal darin, daß jeder Sinnesnerv bestimmten Reizen allein zugänglich sei, der Sehnerv dem Licht, der Hörnerv dem Schall usw., und sodann darin, daß jeder Nerv auf die allgemeinen Nervenreize, namentlich den mechanischen und elektrischen, nur in der ihm spezifischen Form reagiere. Da nun aber diese spezifische Reizbarkeit wenigstens ursprünglich nicht sowohl auf einer Eigentümlichkeit der Nerven selbst als darauf zu beruhen scheint, daß jedem derselben besondere Endgebilde beigegeben sind, welche die Übertragung bestimmter Formen der Reizbewegung auf die Nervenenden vermitteln, so hat man in neuerer Zeit meist die Lehre in dieser ihrer ursprünglichen Form aufgegeben und die spezifische Sinnesleistung teils den Endgebilden in den Sinnesorganen, teils den Endorganen im Gehirn zugeschrieben. Die Nervenfasern werden nach einem oft gebrauchten Bilde mit Telegraphendrähten verglichen, in denen immer dieselbe Art des elektrischen Stromes geleitet wird, die aber, je nachdem man die

Enden des Drahtes mit verschiedenen Apparaten in Verbindung setzt, die verschiedensten Effekte hervorbringen, Glocken läuten, Minen entzünden, Magnete bewegen, Licht entwickeln kann usw.[1] Wird nun außerdem zugegeben, daß die peripheren Endgebilde nach ihrer ganzen Einrichtung wahrscheinlich nur die Übertragung der spezifischen Reizformen auf die Nervenfasern, nicht selbst die Empfindung vermitteln, so bleiben allein die zentralen Sinnesflächen übrig, auf deren mannigfache Energien dann alle Unterschiede der Empfindung bezogen werden. Da jedoch die Gehirnphysiologie lehrt, daß der Satz von der funktionellen Indifferenz wohl im selben Umfange, in welchem er in bezug auf die Nervenfasern angenommen ist, auch auf die zentralen Endigungen derselben ausgedehnt werden muß, weil sonst die mannigfachen Erscheinungen des Funktionswechsels und der Stellvertretung nicht erklärbar sein würden (S. 387 ff.), so ergeben sich dieser Lehre offenbar ernstliche Schwierigkeiten.

Diese Schwierigkeiten steigern sich noch, wenn man das Prinzip der spezifischen Energien nicht bloß, wie es J. MÜLLER tat, zur Interpretation der Unterschiede der verschiedenen Arten der Sinnesempfindung, der Tast-, Schall-, Lichtempfindungen usw., anwendet, sondern wenn man es, wie es seit HELMHOLTZ zu geschehen pflegt, auch auf die qualitativen Empfindungsunterschiede eines und desselben Sinnes ausdehnt. Im Sehnerven sollen z. B. dreierlei Nervenfasern oder, nach der späteren Modifikation dieser Hypothese, im Gehirn, möglicherweise auch schon in der Netzhaut, sollen dreierlei Elemente existieren, rot-, grün- und violettempfindende, den drei sogenannten Grundfarben entsprechend. Da nun der örtlich beschränkteste Lichteindruck immer nur in einer bestimmten Farbe wahrgenommen wird, so ist man genötigt auf der kleinsten Fläche der Retina schon eine Mischung dieser drei Fasergattungen oder ihrer Endgebilde vorauszusetzen, eine Annahme, die mit dem Durchmesser der Stäbchen, deren jedes, wie es scheint, nur je eine Primitivfibrille aufnimmt, kaum in Einklang zu bringen ist. Noch größer werden die Schwierigkeiten im Gehörorgan. Hier nimmt man wegen der analysierenden Fähigkeit des Ohrs an, jedem einfachen Ton von bestimmter Höhe entspreche eine bestimmte Nervenfaser, die mit dem auf sie abgestimmten Teil der Grundmembran in Verbindung stehe. Nun ist aber unsere Tonempfindung eine stetig veränderliche, die ganz allmählich von einer Tonhöhe zur andern übergeht. Man müßte also unendlich viele Nervenfasern postulieren. Um dem zu entgehen, setzt HELMHOLTZ voraus, durch einen Ton, der zwischen den der spezifischen Empfindung je zweier Fasern entsprechenden Tönen in der Mitte liege, würden beide in Erregung versetzt, und zwar beide gleich

[1] HELMHOLTZ, Lehre von den Tonempfindungen [4], S. 245.

stark, wenn der betreffende Ton genau die Mitte halte zwischen den zwei Grundempfindungen, verschieden stark, wenn er der einen oder andern näher sei[1]. Dies steht aber im Widerspruch mit der Tatsache, daß ein einfacher Ton immer nur eine einfache Empfindung bewirkt. Denn bei den Tönen, die in dem Intervall zwischen den Grundempfindungen zweier Nervenfasern liegen, müßte offenbar eine zusammengesetzte Empfindung erwartet werden. Ähnliche Einwände erheben sich beim Geruchs- und Geschmacksorgan, wie sich aus dem, was oben über diese Sinne bemerkt wurde, ohne weiteres ergibt.

Auf der andern Seite entspricht der Satz, daß jeder Sinnesnerv auf jeden beliebigen Reiz in seiner spezifischen Energie reagiere, in dieser allgemeinen Fassung nicht ganz den beobachteten Tatsachen. Die Empfindungen, die bei mechanischer oder elektrischer Reizung der sensibeln Nerven der Haut entstehen, können wohl je nach der Stärke der Reize bald als Schmerz- bald als Mischungen von Druck- und Temperaturempfindungen gedeutet werden. Bei den übrigen Sinnesnerven scheint jedoch die spezifische Reaktion nur dann mit einiger Sicherheit einzutreten, wenn das periphere Organ gereizt wird, während der Nerv selbst viel schwerer erregbar ist. Besonders auffallend ist in dieser Hinsicht die geringe Erregbarkeit des Acusticus, um so mehr, da bei diesem Nerven allein Versuche, bei denen eine Miterregung des Sinnesorgans mit einiger Sicherheit vermieden war, ausgeführt sind[2]. Mag es aber auch sein, daß bei zureichender Stärke der Reize jeder Sinnesnerv mit seiner spezifischen Empfindung antwortet, so scheint es doch, daß dies immer nur dann geschieht, wenn das Sinnesorgan zuvor funkioniert hat, der Nerv also auf den durch den spezifischen Reiz ausgelösten Reizungsvorgang »eingeübt« ist. Denn den Blind- und Taubgeborenen und selbst den in früher Lebenszeit (etwa vor dem vierten bis fünften Lebensjahr) erblindeten und gehörlos gewordenen Menschen mangeln die Licht- oder die Klangempfindungen vollständig, obgleich die Sinnesnerven und ihre zentralen Endigungen zunächst vollkommen ausgebildet sein können, da die degenerativen Prozesse der Nervensubstanz infolge des Funktionsmangels nur sehr allmählich eintreten[3]. Dagegen beobachtet man, daß, sobald einmal die peripheren Sinnesorgane unter der Einwirkung der normalen Sinnesreize eine zureichende Zeit funktioniert haben, die Licht- oder Klangempfindungen,

[1] Helmholtz, a. a. O. S. 230.

[2] Gradenigo (Archiv für Ohrenheilkunde, Bd. 28, 1889, S. 191) schätzt die Prozentzahl normaler Individuen, die auf elektrische Reizung des Acusticus mit Schallempfindungen reagierten, auf 4 — 6. Nur in entzündlichen Zuständen wurde die Erscheinung häufiger beobachtet.

[3] A. Foerster, Die Mißbildungen des Menschen, 1861, S. 59, 78. Vgl. oben Kap. II, S. 45 f.

ohne Zweifel wegen der nun möglich gewordenen zentralen Wiedererneuerung, als Erinnerungsbilder erhalten bleiben[1]. Nimmt man alles dies zusammen, so kommt man bei unbefangener Erwägung zu dem Schlusse, daß, vielleicht mit Ausnahme der durch Reizung sensibler Hautnerven entstehenden Empfindungen, die einzelnen Sinnesenergien zu ihrer Entstehung der normalen, durch den adäquaten Reiz eingeleiteten Funktion der peripheren Sinneselemente bedürfen, daß aber dann allmählich durch die fortwährende Einwirkung der peripheren Reize teils in den Nerven selbst, teils in den zentralen Endgebilden derselben molekulare Änderungen hervorgebracht werden, vermöge deren sie auf jeden zureichend starken Reiz in der gleichen Weise wie ursprünglich auf die spezifischen Sinnesreize der peripheren Elemente reagieren. Daraus wird es dann zugleich begreiflich, daß die Übertragung nichtadäquater Reize in die in dem Nerven vorherrschend gewordene Molekularbewegung eine bald mehr bald minder vollkommene ist, und daß sie insbesondere bei den Nerven der Spezialsinne eine relativ beschränkte zu sein scheint, da hier nichtadäquate Reize direkt auf den Nerven selbst angewandt nur schwer dessen spezifische Empfindungsreaktion auslösen. Indem nun aber anderseits, wie beim Sehnerven mit Sicherheit nachgewiesen, bei dem Geruchs- und Geschmacksnerven wenigstens in hohem Grade wahrscheinlich ist, die Nerven der chemischen Sinne, deren adäquate Reize in chemischen Vorgängen innerhalb gewisser Sinneszellen bestehen, bei der direkten Einwirkung dieser Reize nicht erregbar sind, so ergibt sich für diese Klasse spezifischer Sinne auch hieraus die Abhängigkeit der Qualität der Empfindung von den Bedingungen der peripheren Reizung[2].

Was für die Sinnesnerven und ihre Endigungen in den Sinneszentren gilt, das muß nun aber naturgemäß auch auf die peripheren Sinneselemente seine Anwendung finden. Auch hier wird man die spezifischen Energien nicht als ursprüngliche und darum für alle Zeit absolut uner-

---

[1] Nach verschiedenen Erkundigungen, die ich bei in früher Lebenszeit Erblindeten anzustellen Gelegenheit hatte, möchte ich vermuten, daß etwa das achte Lebensjahr die Grenze ist, von der an intensivere und unter Umständen farbenreiche Erinnerungsbilder bis in eine spätere Lebenszeit trotz totaler Erblindung erhalten bleiben. Bemerkenswert ist in dieser Beziehung namentlich das Zeugnis eines intelligenten, wissenschaftlich gebildeten und im Beobachten geübten Mannes, der, im achten Lebensjahr total erblindet, mich, in einem Lebensalter zwischen dreißig und vierzig stehend, versicherte, daß er sehr lebhaft träume, und daß seine Traumbilder stets ihre farbige Beschaffenheit bewahrt hätten.

[2] Dabei ist hervorzuheben, daß sich in dieser Beziehung der allgemeine Hautsinn und, wie die Hörreaktionen labyrinthloser Tauben (S. 481 f.) vermuten lassen, auch der Gehörssinn abweichend verhalten, was sich wohl daraus erklärt, daß in beiden Fällen die spezifischen Reize nicht auf spezifische Sinneszellen, sondern auf die Nervenfasern selbst einwirken, — ein Unterschied, in welchem noch einmal das oben hervorgehobene wesentlich abweichende Verhalten der mechanischen von den chemischen Sinnen seinen Ausdruck findet.

klärliche Eigenschaften gelten lassen können, sondern als Produkte einer Wechselwirkung zwischen äußerem Reiz und aufnehmendem Organ, durch welche das letztere zur Aufnahme des adäquaten Reizes immer geeigneter gemacht wurde, womit dann in entsprechendem Maße die Empfindungen sich differenzierten. In der Tat weist ja hierauf ebensowohl die Entwicklungsgeschichte der Sinneswerkzeuge in der Tierreihe wie die Anpassung, die in den entwickelten Sinnesorganen an die spezifischen Sinnesreize eingetreten ist, hin. Denn alle diese Tatsachen sind mit dem starren Begriff der spezifischen Sinnesenergie unvereinbar. Die physiologische Beobachtung zeigt aber außerdem, daß jene Entwicklung, die im Tierreich allmählich zu einer Differenzierung der verschiedenen Sinnesfunktionen aus dem allgemeinen Sinne geführt hat, nicht als ein völlig abgeschlossener Vorgang angesehen werden kann, da erstens in jedem Individuum die anregende Wirkung der äußeren adäquaten Sinnesreize von neuem wirken muß, wenn überhaupt das betreffende Empfindungssystem entstehen soll, und da zweitens in einem gewissen Grade auch beim Menschen und bei den höheren Tieren das Hautsinnesorgan die Bedeutung eines allgemeinen Sinnesgebiets bewahrt. Daß jeder Einzelne mindestens während einer gewissen Zeit seines Lebens äußeres Licht gesehen, äußeren Schall gehört haben muß usw., um dieser Empfindungen überhaupt fähig zu sein, darin bewährt sich in jeder individuellen Lebensgeschichte der Satz, daß die Sinnesempfindungen keine ursprünglich gegebenen oder rein subjektiv erzeugten, sondern daß sie gewordene, aus der Wechselwirkung der Reize mit den empfindenden Elementen entstandene psychophysische Vorgänge sind. Und darin, daß der Hautsinn eigentlich spezifische Sinneselemente wahrscheinlich nicht besitzt, sondern es nur zur Entwicklung äußerer Hilfsapparate bringt, welche die Empfindlichkeit gegen bestimmte Reize erhöhen, und daß es vermutlich die gleichen Nervenfibrillen sind, die hier die disparaten Empfindungen von Druck, Schmerz und Temperatur vermitteln, darin bewahrt auch noch das Tastorgan der höheren Tiere einen Teil jener funktionellen Indifferenz, die auf den niedersten Stufen der Tierwelt diesem als dem allein vorhandenen Sinnesorgan zukam. Nach allem dem kann man zwar eventuell von einer Ausbildung gewisser spezifischer Energien in einzelnen Sinnesnerven reden, insofern damit eben jene Veränderungen der molekularen Reizvorgänge bezeichnet werden sollen, die durch die Wechselwirkungen zwischen den Reizen und den Sinneselementen und dann weiterhin durch die Wirkungen dieser auf die Prozesse in den Nerven und Nervenzentren entstehen. Von einem »Gesetz der spezifischen Sinnesenergien« sollte man jedoch nicht reden, weil es ein Gesetz dieser Art, das heißt einen Satz, dem eine allgemeine Geltung und ein erklärender Wert für die einzelnen

Erscheinungen zugeschrieben werden könnte, überhaupt nicht gibt. Wohl aber führt, wenn man ihn im oben angedeuteten Sinne richtig begrenzt, der Begriff der spezifischen Energie über sich selber hinaus, zu einem andern Prinzip, welches das, was in jenem Begriff einseitig und irreführend ist, beseitigt, um zu bewahren was er berechtigtes enthält: zu dem Prinzip der Anpassung der Sinneselemente an die Reize.

Historisch betrachtet ist die Lehre von den spezifischen Sinnesenergien eine letzte, in der Physik längst vorbereitete, aber in der Physiologie erst vom Beginn des 19. Jahrhunderts an allmählich zum Durchbruch gelangte Anwendung des Prinzips der Abhängigkeit der Wahrnehmung von dem wahrnehmenden Subjekte[1]. In GALILEIS grundlegenden physikalischen Voraussetzungen schon deutlich ausgesprochen, hat es in LOCKES Lehre von den primären und sekundären Qualitäten denjenigen Ausdruck gefunden, der im ganzen auch noch bei dem Prinzip der spezifischen Energien maßgebend geblieben ist, indem man bei den letzteren vor allem die »sekundären Qualitäten« LOCKES (Wärme, Licht, Schall usw.) im Auge hatte, die von diesem Philosophen, gegenüber den primären, angeblich eine Übereinstimmung mit dem Gegenstand einschließenden (Raum, Bewegung usw.), als bloß subjektive Wirkungen angesehen wurden. Auf die erste Aufstellung des Prinzips der spezifischen Energien durch JOHANNES MÜLLER hat jedoch, wie seine Ausführungen deutlich erkennen lassen, zunächst und direkt die KANTische Erkenntnistheorie eingewirkt[2]. Indem MÜLLER bei der von ihm gegebenen Fassung des Prinzips durch dieses nichts anderes ausdrückte, als daß die verschiedenen Arten der Sinnesqualitäten auf unbekannten und vorläufig nicht weiter erklärbaren Eigenschaften der Nervenelemente beruhten, konnte dasselbe zu einer Zeit, wo man weder von der Entwicklungsgeschichte noch von der Struktur der einzelnen Sinneswerkzeuge noch auch von den Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung eine nähere Kenntnis besaß, als ein vorläufiger Ausdruck des Wissens oder, richtiger ausgedrückt, des Nichtwissens über die ganze Frage gelten; um so mehr, da dieser Ausdruck auch die hinsichtlich der Einwirkung nicht adäquater Reize auf die Sinnesorgane damals bekannten Tatsachen umfaßte. Wesentlich anders verhielt es sich in dieser Hinsicht von Anfang an mit der zweiten, HELMHOLTZschen Form des Prinzips, die zunächst aus einer Kombination des MÜLLERschen Satzes mit THOMAS YOUNGS Hypothese von drei, den drei Grundfarben entsprechenden Arten von Optikusfasern hervorging, und dann auch auf die übrigen Sinnesempfindungen, namentlich die Tonempfindungen, übertragen wurde[3]. Obgleich nun HELMHOLTZ unter dem Einflusse der mehr und mehr sich geltend machenden Anschauung, daß die Lichtempfindung ein photochemischer Prozeß sei, die Hypothese für den Gesichtssinn später insofern modifizierte, als er nunmehr den Retinaelementen eine gesonderte spezifische Energie für eine einzelne Lichtqualität nicht mehr

[1] Vgl. über diese erkenntnistheoretische Seite des Prinzips meine Einleitung in die Philosophie[4], S. 297 ff.

[2] J. MÜLLER, Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinns, 1826, S. 39. Handbuch der Physiologie, Bd. 2, 1840, S. 249 ff.

[3] HELMHOLTZ, Physiologische Optik[1], 1867, S. 191, 292. Lehre von den Tonempfindungen, 1862, S. 222.

zuschrieb, sondern diese in drei den Grundfarben entsprechende Sehstoffe verlegte, die in den Sehzellen abgelagert seien, so hielt er doch an der Annahme fest, daß jeder dieser Sehstoffe mit einer besonderen Gattung von Nervenfasern in Verbindung stehe, so daß demzufolge auch im Gehirn die drei Grundfarben durch drei verschiedene Systeme von Nervenzellen repräsentiert seien[1]. An dieser Auffassung hat die Physiologie im ganzen, abgesehen von den durch die verschiedenen Farbentheorien (siehe Kap. X, 4) gebotenen Modifikationen, für den Gesichtssinn bis zum heutigen Tag festgehalten. Für die andern Sinnesgebiete pflegt man jedoch neben den geforderten spezifischen Elementen im Gehirn meist auch noch solche in den peripheren Sinnesorganen vorauszusetzen. Namentlich geschieht dies beim Hautsinnesorgan, wo die den Ergebnissen über die Verbreitung der sogenannten Druck-, Wärme-, Kälte- und Schmerzpunkte gegebenen Deutungen jene Annahme wesentlich unterstützt haben. Dabei ist freilich nicht zu verkennen, daß das Prinzip der spezifischen Energie selbst schon allen diesen Deutungen zugrunde gelegt war, und daß ohne dasselbe die Resultate an sich, wie aus den oben dargelegten Tatsachen erhellt, keineswegs völlig eindeutiger Art waren[2]. Unter der Führung jenes Prinzips begann man nun aber nicht nur spezifische Sinnesapparate in der Haut da zu postulieren, wo die Anatomie solche trotz der weit fortgeschrittenen mikroskopischen Technik entweder überhaupt nicht nachweisen konnte, oder wo, wie bei den Tastkörpern, Endkolben usw., die morphologischen Verhältnisse die Deutung als mechanischer Hilfsapparate sehr viel wahrscheinlicher machten. Den geforderten Druck-, Wärme-, Kälte- und Schmerzorganen wurden dann ohne weiteres auch spezifische Nerven für diese verschiedenen Reizqualitäten beigesellt.

Schon bei HELMHOLTZ gerät jedoch diese Ausdehnung des Prinzips auf die Einzelqualitäten eines jeden Sinnesgebiets in einen unauflöslichen Widerstreit mit der andern, ebenfalls in der neueren Physiologie zur Geltung gelangten Anschauung, nach der die Nerven relativ indifferente Leiter der durch sie übertragenen Vorgänge sein sollen, einer Anschauung, die zunächst in der Vergleichung mit Telegraphendrähten ihre Wurzel hat, dann aber in den übereinstimmenden chemischen und elektrischen Eigenschaften der Nerven eine Stütze fand. An sich steht nun freilich diese Lehre von der Gleichartigkeit der Nerven auf ebenso schwachen Füßen wie die ihr entgegengesetzte der spezifischen Energie. Denn die Vergleichung mit Telegraphendrähten ist günstigsten Falls eine zweifelhafte Analogie; und von den chemischen Eigenschaften der Nerven wissen wir wenig, von den elektrischen nur so viel, daß sie mit dem Vorgang der Erregung direkt wahrscheinlich nichts zu tun haben. Jedenfalls aber ist es einleuchtend, daß durch die Annahme, die Nerven seien indifferente Leiter, die andere, die spezifischen Empfindungen entstünden aus den Verschiedenheiten der peripheren Sinneselemente, vollkommen hinfällig würde. Denn was soll es dem einzelnen Sinneselement oder dem einzelnen Sehstoff nützen, in seiner spezifischen Qualität gereizt zu werden, wenn die Nervenleitung immer ein gleichartiger Vorgang ist, der Nerv also wiederum auf jede Erregung in der gleichen Weise reagiert? So blieb denn keine andere Wahl, als den spezifischen Empfindungsprozeß in das Zentralorgan zu verlegen,

[1] HELMHOLTZ, Physiologische Optik[2], 1896, S. 349 f.
[2] Vgl. oben S. 461 und unten Kap. X, 1.

und dem peripheren Sinnesorgan nur eine gewisse elektive Wirkung zuzugestehen, insofern von einem bestimmten Element oder beim Sehorgan von einem bestimmten Reizstoff aus jedesmal nur eine bestimmte Nervenfaser erregt werde, die dann aber erst in irgend einem zentralen Element, in dem die spezifische Qualität ihren eigentlichen Sitz habe, die Empfindung auslöse. Hiermit schien auch der allgemeinen Forderung genügt, daß die Hirnrinde der Sitz der bewußten Empfindungen sei. Nun hätte man sich bei dieser Auffassung vielleicht, nicht als einer Erklärung der Tatsachen, wohl aber als einem zusammenfassenden Ausdruck für die uns unbekannten Bedingungen der Empfindung, beruhigen und davon, daß Unterschiede der zentralen Sinneszellen, die einer solchen Annahme zur Seite stehen, nicht nachgewiesen sind, absehen können, wenn nicht die entwicklungsgeschichtlichen Anschauungen, die doch auch in die Physiologie Eingang fanden, das Zugeständnis veranlaßt hätten, daß die Ausbildung der spezifischen Energien immerhin bis zu einem gewissen Grade auch ein Produkt der generellen Entwicklung sein müsse. Man nimmt also an, auf einer niedrigeren Stufe der letzteren könne ein Organismus nur unbestimmte Geräusche oder Unterschiede von Licht und Dunkel empfinden, und auf einer höheren bildeten sich dann erst in seinem Zentralorgan die spezifischen Elemente der Ton- und Farbenqualitäten aus. Will man nun aber dabei gleichzeitig noch an der Annahme festhalten, die Nerven seien nur indifferente Leiter zu den passenden Aufnahmestätten der Reize, so würde man offenbar zu der folgenden seltsamen Vorstellung gezwungen sein, die oben (S. 497 ff.) bereits in ihrer Anwendung auf die Apparate der Tonempfindung angedeutet worden ist: man müßte annehmen, in den zentralen Elementen habe sich aus ursprünglich gleichförmigen Empfindungen irgend eine Mannigfaltigkeit derselben differenziert; und zufällig seien gleichzeitig — denn ein innerer Zusammenhang würde ja wegen der vorausgesetzten Indifferenz der Nerven unmöglich sein — äußere Sinneselemente in entsprechender Weise differenziert worden, und es habe sich endlich auch noch gefügt, daß die passenden zentralen und peripheren Nervenendigungen zusammengerieten. Um das letztere wahrscheinlicher zu machen, könnte man ja vielleicht annehmen, der Kampf ums Dasein habe auch hier den passenden gegenüber unendlich vielen unpassenden Verbindungen schließlich zum Sieg verholfen. Ich lasse dahingestellt, ob sich jemand zu dieser Hypothese bekennen will. Auf alle Fälle scheint es mir ausgemacht, daß man die Vorstellung von dem zentralen Sitz der spezifischen Energien und die andere von den Nerven als indifferenten Leitern nur deshalb für vereinbar hielt, weil man an die oben entwickelten Konsequenzen überhaupt nicht dachte. Es bleibt also nur die andere Möglichkeit: man muß annehmen, daß die sogenannten spezifischen Energien in den peripheren Sinneselementen oder, wie bei den mechanischen Sinnen, in den peripheren Hilfsapparaten der Nerven entstanden sind, und daß sie erst dann auf die zentralen Elemente übertragen wurden. Dies kann aber wieder nur dadurch geschehen sein, daß die Nerven nicht absolut gleichartige Leiter sind, sondern daß sich zunächst die peripheren Sinneselemente gewissen äußeren Reizen, und daß sich dann den in den Sinneselementen entstandenen Vorgängen die Nervenprozesse, und endlich diesen auch die Eigenschaften der zentralen Elemente angepaßt haben. Sobald wir jedoch zu dieser Voraussetzung übergehen, ist das Prinzip der spezifischen Energien als solches aufgegeben. In der späteren Helmholtzschen Fassung wird es

zu einer überflüssigen und unwahrscheinlichen Fiktion: denn es ist durchaus nicht einzusehen, warum sich ein bestimmtes peripheres Sinneselement immer nur einer bestimmten Reizqualität angepaßt haben sollte, und nicht eventuell auf mehrere, durch die wechselnden Reize ausgelöste Prozesse reagieren kann, wie das die Einrichtungen der meisten Sinnesorgane nahelegen. Hat so die Anpassung der peripheren Elemente einen größeren oder kleineren Spielraum je nach den besonderen Bedingungen der Reize, so ist aber naturgemäß das nämliche auch für die sekundären Anpassungsvorgänge der Nerven und der zentralen Elemente vorauszusetzen. In der älteren MÜLLERschen Form bewahrt das Prinzip allerdings insofern eine gewisse Geltung, als es eine bestimmte Zuordnung der Sinnesgebiete zu bestimmten Reizformen und eine solche Einstellung der in den betreffenden Sinnesnerven stattfindenden Prozesse auf diese Reizformen ausdrückt, daß dieselben auch auf anderweitige Reize, sofern diese überhaupt wirksam werden, mit den gleichen Molekularvorgängen antworten können. Dabei ist aber diese Einstellung auf eine bestimmte Reizform keineswegs eine absolute, und namentlich die Nerven des allgemeinen Sinnesorgans, der äußeren Haut, vereinigen allem Anschein nach Reizformen, die wir nach ihrer Empfindungsqualität disparaten Systemen zurechnen. Durch alle diese notwendigen Korrekturen ist daher das Prinzip der spezifischen Energien auch in dieser relativ berechtigteren MÜLLERschen Fassung tatsächlich in das Prinzip der Anpassung der Sinneselemente an die Reize übergegangen.

Daß die Lehre von den spezifischen Sinnesenergien trotz ihrer Unfähigkeit, irgend etwas wirklich zu erklären, und trotz ihrer Unvereinbarkeit mit den Grundgedanken der Entwicklungslehre in der heutigen Physiologie noch eine ziemlich unbestrittene Geltung behauptet, dürfte übrigens auf verschiedene Ursachen zurückzuführen sein. Erstens ist sie ein Dogma, das während der Jahrzehnte, in denen die Physiologie ihre neuere Blüteperiode erlebte, in Geltung war und von den angesehensten Autoritäten festgehalten wurde; und zweitens faßte es die nächsten Erscheinungen der Beziehungen zwischen Empfindung und Reiz solange in einen kurzen Ausdruck zusammen, als man die Tatsachen der vergleichenden Anatomie und Physiologie der Sinnesorgane nach ihrer genetischen Seite noch nicht kannte oder von ihnen, da sie außerhalb des engeren Gebiets der menschlichen Physiologie liegen, abstrahieren zu können glaubte. JOHANNES MÜLLER, der keinem Autoritätsglauben huldigte, und der überall die menschliche durch die vergleichende Physiologie zu erleuchten bemüht war, würde darum, wenn er heute lebte, schwerlich ein Anhänger der Lehre von der spezifischen Energie sein. Ist es aber auch aus den angedeuteten Gründen einigermaßen verständlich, daß diese Lehre vorläufig noch als ein bequemer Ausdruck für diejenigen Tatsachen angesehen wird, auf die der Physiologe in der Sinneslehre zunächst zu stoßen pflegt, so ist es freilich weniger begreiflich, wenn heute noch das ›Gesetz der spezifischen Energien‹ von Physiologen als eine unvergängliche Entdeckung von ungeheuerem erklärendem Werte für das gesamte organische Leben gepriesen wird[1]. Man mag vom Standpunkt der menschlichen Physiologie aus den Be-

---

[1] Vgl. z. B. M. VERWORN, Allgemeine Physiologie[2], 1901, S. 497. Etwas gemäßigter sprechen sich freilich andere Sinnesphysiologen aus, namentlich solche, die sich eingehender mit den niederen Sinnesgebieten und mit der Entwicklungsgeschichte der Sinne

griff der spezifischen Energie als einen vorläufigen Hilfsbegriff ansehen, unter dem man Tatsachen zusammenfaßt, die man noch nicht zu deuten versteht. Als »erklärendes« Prinzip steht derselbe genau auf gleicher Linie wie die berühmte Erklärung des Arztes in Molières »Malade imaginaire«: »das Opium macht Schlaf, weil es eine virtus dormitiva hat«. Eben weil das sogenannte Gesetz der spezifischen Energie eine Erklärung der Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung nicht ist, sondern eine solche vertagt, kann aber vor allem die physiologische Psychologie, zu deren eigensten Aufgaben die Untersuchung der Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung gehört, nicht bei demselben stehen bleiben, sondern sie muß, so weit es möglich ist, den Bedingungen der Differenzierung der Empfindungen und ihrer physiologischen Substrate nachzugehen suchen.

c. Prinzip der Anpassung der Sinneselemente an die Reize.

Die Entwicklungsgeschichte der Sinnesfunktionen sowie die Erscheinungen der funktionellen Differenzierung, die uns die entwickelten Sinneswerkzeuge der höheren Tiere darbieten, führen gleicherweise zu dem Schlusse, daß die Sinneselemente unter der Einwirkung der äußeren Sinnesreize ihre mannigfachen Modifikationen der Struktur und Funktion erfahren haben, und daß dem entsprechend auch der Reichtum der Empfindungen, über den das Bewußtsein des Menschen und der höheren Tiere verfügt, ein Produkt der Wechselwirkung zwischen den Sinneselementen und den äußeren Reizungsvorgängen ist. Zwei Tatsachen sind es vor allem, die diesen Schluß unterstützen: die eine besteht in dem Ursprung jener Differenzierung aus dem allgemeinen Sinnesorgan der äußeren Körperbedeckung; die zweite in der auch bei den höchsten Organismen immer noch bis zu einem gewissen Grad erhalten gebliebenen Bedeutung des Hautsinnesorgans als eines allgemeineren, disparate Qualitäten in sich vereinenden Sinnesapparats.

Diese Entwicklung der sämtlichen Spezialsinne aus dem Hautsinnesorgan wird durch die weitere Tatsache nicht in Frage gestellt, daß bei den Wirbeltieren zwei der Spezialsinne, Geruch und Gesicht, unter wesentlicher Beteiligung bestimmter Gehirnteile entstehen. Denn nicht nur zeigen bei den niederen Wirbellosen auch diese Sinne die ähnliche Beziehung zum Integument wie die übrigen, sondern auch bei den Wirbeltieren findet jene direktere Beziehung zu den Nervenzentren ihre Grundlage doch schließlich darin, daß Integument und Nervenzentren aus den gleichen Bestandteilen der Keimanlage hervorgehen. In ganz besonderer

---

befaßt haben, wie W. Nagel (Nagels Handbuch der Physiologie des Menschen, III. 1, 1904, S. 1 ff.). Um so augenfälliger ist in solchem Fall der Einfluß der Tradition. Man könnte Nagels Erörterungen vielleicht zutreffender, als er selbst (S. 15) es tut, in den Satz zusammenfassen: das Prinzip der spezifischen Energie widerspricht zwar der Erfahrung, aber weil es nun einmal ein von anerkannten Autoritäten gestütztes Dogma ist, so muß man an ihm festhalten.

Weise tritt aber der Charakter des Hautsinnes als eines allgemeinen Sinnes noch darin hervor, daß dieser auf den niedersten Stufen der animalischen Entwicklung der einzige überhaupt vorhandene Sinn ist, und daß er nicht bloß, so lange er als Universalsinn funktioniert, sondern auch, nachdem sich die Spezialsinne bereits von ihm gesondert haben, in einem gewissen Grade immer noch eine Reaktionsfähigkeit auf die an solche Spezialsinne übergegangenen Reize bewahren kann, wie dies besonders das Beispiel der augenlosen niederen Tiere zeigt, die auf Lichtreize reagieren.

Die Entwicklung des Hautsinnesorgans zu den speziellen Sinneswerkzeugen geht nun allgemein in der Weise vor sich, daß sich an einzelnen Stellen des Körpers Modifikationen des Hautorgans ausbilden, die entweder eine erhöhte Empfindlichkeit der Nervenenden für die allgemeinen Tastreize bewirken, oder besondere, spezifischen Reizen sich anpassende Sinneselemente darstellen. Aus den Umwandlungen der ersten Art gehen jene von den niedersten bis zu den höchsten Stufen des Tierreichs verbreiteten Anhangsgebilde der Haut hervor, die in haar- und papillenförmigen Erhebungen oder im Inneren der Haut verborgenen nervenreichen Gebilden bestehen. Die Tastwerkzeuge der ersten dieser Formen haben ihr Prototyp in den Cilien der Protozoen, in den bei Wirbellosen weit verbreitet vorkommenden beweglichen Tastern, endlich in den Federn der Vögel und den Haaren der Säugetiere, welche die am höchsten differenzierten Formen solcher Hilfsgebilde sind. Die andere Form der Tastwerkzeuge, die im Innern des Integumentes sich ausbildet, wird durch jene mancherlei Endgebilde repräsentiert (Tastkörper, Endkolben, Tastzellen usw.), die besonders im Integument von Organen auftreten, welche die Eigenschaften von Bewegungs- und Tastorganen in sich vereinigen, wie der Schnabel des Vogels, die Lippen, die Zehen und Finger usw.

Allen diesen Einrichtungen, den über die Haut hervorragenden wie den in ihr verborgen bleibenden, ist es aber gemeinsam, daß sie von reichen Fibrillennetzen sensibler Nerven umgeben sind, oder daß sich solche in ihrem Innern verzweigen, während sie selbst nicht nervöser Natur sind. Neben diesen Umbildungen epithelialer und bindegewebiger Bestandteile, die eine Steigerung der Empfindlichkeit für den allgemeinsten und verbreitetsten Sinnesreiz, die äußere Druckberührung, an besonderen, funktionell bevorzugten Stellen bewirken, gewinnt dann außerdem in dem Maße, als das Integument feiner organisiert und gefäßreicher wird, und als gleichzeitig die den Temperaturschwankungen entgegenwirkenden Schutzhüllen hinwegfallen, besonders also in der Reihe der sogenannten warmblütigen Tiere und im äußersten Grade beim Menschen, die Haut

die Bedeutung eines sehr empfindlichen Temperaturorgans, das Kälte und Wärme mit Empfindungen von entgegengesetzter Qualität beantwortet. Abgesehen von der Unmöglichkeit, spezifische Temperaturorgane nachzuweisen, spricht teils das Kontrastverhältnis, in welchem die Empfindungen der Wärme und Kälte zueinander stehen, teils der enge funktionelle Zusammenhang mit den Vorgängen der Blutverteilung und der Blutgefäßinnervation dafür, daß auch diese Empfindungen auf unmittelbaren Veränderungen der Nervensubstanz beruhen, die aber in diesem Fall vielleicht erst indirekt, durch die plötzlich gesteigerte oder verminderte Blutzufuhr zu den Nervenenden, zustande kommen. Die verfeinerten Verhältnisse der Gefäßinnervation in der Haut der Warmblüter und die mit diesen zusammenhängenden lebhafteren Temperaturempfindungen sind auf diese Weise gewissermaßen innere Schutzeinrichtungen gegenüber den Temperatureinflüssen der Umgebung, die sich mit dem Hinwegfallen der entsprechenden äußeren Einrichtungen zur Temperaturausgleichung und zugleich im Zusammenhang mit der allgemeinen Steigerung der chemischen Lebensprozesse, namentlich derer, die an die Funktionen des Nervensystems gebunden sind, entwickeln.

Gleichzeitig mit dieser dem Hautsinnesorgan als solchem zugehörenden Vervollkommnung der reizaufnehmenden Apparate erfährt nun dieses eine zweite Reihe eigentümlicher Veränderungen, die von vornherein die Anlage zur Bildung besonderer, von dem Integument sich abzweigender Sinnesorgane in sich tragen. Das sind solche Umwandlungen der Körperbedeckung, die zur Bildung unter ihr liegender, ursprünglich auf ihrer Innenfläche einfach von einer Fortsetzung der Haut ausgekleideter Hohlräume führen, die entweder allseitig abgeschlossen sind oder nur durch enge Öffnungen mit der Außenwelt kommunizieren. Indem auch diese Gebilde zu den cilien- oder haarführenden Teilen des Integumentes gehören, werden sie, ähnlich den nach außen gekehrten Gebieten der Tastfläche, die mit solchen ausgerüstet sind, zu Organen von gesteigerter Tastempfindlichkeit. Die Reize, die hier durch die Druckempfindungen ausgelöst werden, gehen aber nicht mehr direkt von mechanischen Bewegungen im umgebenden Medium, sondern von den Druckschwankungen aus, die in der in der Cyste enthaltenen Flüssigkeit durch die Bewegungen des eigenen Körpers der Tiere sowie durch die passiven Lageänderungen desselben entstehen. In der Regel wird dann die Empfindlichkeit für diese sehr schwachen inneren Druckreize noch dadurch gesteigert, daß sich in jenen Hohlräumen kleine kristallinische Konkremente, die sogenannten Otolithen, ablagern, durch welche die leisen Druckschwankungen der Cystenflüssigkeit in gröbere mechanische Einwirkungen umgewandelt werden. Damit sind aus dem Tastorgan diejenigen inneren

Organe hervorgegangen, die wir oben unter dem Gesamtnamen der tonischen Sinnesorgane zusammenfaßten. Daß sie innere Umbildungen, gewissermaßen innere Provinzen des Tastorgan von gesteigerter und den inneren Reizen, die auf sie wirken, angepaßter Empfindlichkeit sind, ergibt sich aus ihrer Entwicklung. Daß sie auch in ihrer Funktionsweise und demnach in der Qualität ihrer Empfindungen den Druckempfindungen am nächsten verwandt sind, macht ebenso die physiologische Ähnlichkeit der mechanischen Reizeinwirkung wie die subjektive Beobachtung der Empfindungen wahrscheinlich, die das beim Menschen im Innern des Kopfes gelegene tonische Organ vermittelt; wie denn auch hierauf gerade beim Menschen und bei den höheren Tieren die festen, zu stellvertretender Funktion befähigenden assoziativen Verschmelzungen hinweisen, die diese tonischen Empfindungen mit den äußeren Tastempfindungen eingehen, welche die Stellungen und Bewegungen des Körpers begleiten. Das tonische Organ ist aber endlich wiederum, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, die Grundlage für die Bildung der Gehörapparate der Tiere, wobei ganz allgemein zunächst wohl solche tonische Organe, die durch ihre Lage zur Aufnahme oszillatorischer Erschütterungen der äußeren Medien besonders geeignet sind, gleichzeitig die Funktion von tonischen Organen und von Hörapparaten übernehmen. Die weitere Differenzierung solcher Organe von gemischter Funktion tritt wohl erst unter der Wirkung aller der Einflüsse hervor, welche die feinere Unterscheidung der Gehörsempfindungen bedingen. Mit den besonderen Einrichtungen für die Auffassung verschiedener Töne ist so die Scheidung des Hörapparates und des tonischen Sinnesorganes, wie sie bei den höheren Wirbeltieren eingetreten ist, notwendig gegeben. Aber die Spuren jenes einheitlichen Ursprungs sind in dem bleibenden äußeren Zusammenhang beider Organe noch deutlich erhalten geblieben. Mit dieser weiteren Differenzierung haben sich nun naturgemäß auch die entsprechenden Empfindungen mehr und mehr differenziert. So weit aber in dem Bewußtsein des Menschen die Qualität eines reinen musikalischen Klangs von der einer Druckempfindung auf die äußere Haut entfernt sein mag, so werden wir doch nach diesen Zeugnissen der Geschichte der Sinnesentwicklung es als wahrscheinlich annehmen müssen, daß bei den Geräuschempfindungen mancher niederen Tiere die Kluft eine minder bedeutende sei, und daß insbesondere die tonischen Empfindungen und die Schallempfindungen, so lange sie noch durch die gleichen anatomischen Substrate vermittelt werden, auch in ihrer qualitativen Beschaffenheit einander näher stehen. Auf diese Weise gewinnt der Begriff der mechanischen Sinne schließlich einen weiteren wesentlichen Teil seines Inhalts, indem zu den früher hervorgehobenen beiden Merkmalen, daß äußere

mechanische Reize als solche auf die Sinnesorgane einwirken, und daß wahrscheinlich überall die Nervenfibrillen selbst die Empfänger der mechanischen Erregung sind, noch als *drittes* Merkmal dieses hinzutritt, *daß die Qualitäten der mechanischen Sinne wahrscheinlich sämtlich durch allmähliche Differenzierung aus der Qualität der einfachen Druckempfindungen hervorgegangen sind.*

Von dieser ersten, in verhältnismäßig deutlichen Spuren von den Protozoen und Cölenteraten bis zum Menschen herauf führenden Entwicklung der mechanischen Sinne scheidet sich nun eine zweite, die zwar ebenfalls von dem allgemeinen Sinn und seinem Organ, der äußeren Körperbedeckung, ausgeht, dabei aber doch in diesem schon verschiedene Ausgangspunkte wahrscheinlich macht. Schon auf das Hautsinnesorgan solcher Tiere, die spezielle Sinne noch nicht entwickelt haben, wirken, wie wir sahen, bestimmte *chemische* Reize in einer Weise, die auf irgendwelche chemische Empfindungen oder, in der Terminologie der differenzierten Sinne gesprochen, auf Geruchs- und Geschmacksempfindungen hinweisen. Daneben reagieren aber solche Tiere, auch ohne den Besitz besonderer Sehorgane, also wiederum infolge von Empfindungen, die durch das Hautsinnesorgan vermittelt werden, auf Licht. Nun ist von vornherein nicht anzunehmen, daß diese Empfindungen irgendwie den eigentlichen chemischen Empfindungen ähnlich seien, wenn sie ihnen auch dadurch verwandt sein mögen, daß sie gleichfalls durch chemische Wirkungen zustande kommen. Für letzteres spricht die Tatsache, daß die Temperaturwirkungen des Lichtes sich ausschließen lassen, ohne daß solche auf Empfindungen hinweisende Lichtreaktionen darum aufhören. Da das lebende Protoplasma allgemein ebensowohl auf direkte chemische wie auf photochemische Reize mit Bewegungen antwortet, so ist es nach allem dem wahrscheinlich, daß auch das primitive Hautsinnesorgan diesen beiderlei Reizen zugänglich ist und auf die photochemischen Reize vermutlich mit Empfindungen von Licht und Dunkel, auf die direkten chemischen Reize aber in uns unbekannten Qualitäten antwortet, bei denen eine gewisse Ähnlichkeit mit den Geruchs- und Geschmacksempfindungen der höheren Tiere nur darin hervortritt, daß sich die Reaktionen sehr deutlich zwischen entgegengesetzten Symptomen bewegen, indem besonders die chemischen Reize entweder aufgesucht oder geflohen werden[1]. Morphologisch scheiden sich ferner bei allen zusammengesetzten Tieren diese chemischen Reizwirkungen von denen der mechanischen Sinne von frühe an dadurch, daß sie an bestimmte Stellen des Oberhautgewebes

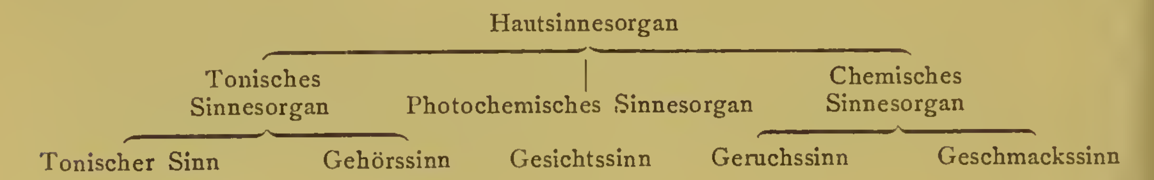
---

[1] Vgl. über die photochemischen und chemotaktischen Bewegungen niederster Organismen oben S. 428 f.

gebunden sind, die sich vor andern, neben ihnen liegenden, den »Stützzellen«, durch ihre Verbindung mit Nervenfibrillen auszeichnen, wobei diese letzteren entweder in die Sinneszellen selbst eindringen oder in einem dichten Netz ihre Basis umspinnen. So sind also die chemischen Sinne von vornherein dadurch charakterisiert, daß die Erregung der Sinnesnerven bei ihnen eine indirekte, durch Zellen vermittelte ist. Für die weitere Differenzierung besitzen wir dann aber bei den eigentlichen chemischen Sinnen nur dürftige Anhaltspunkte in der Gestaltung der Hilfsapparate, mit denen sich die Sinneszellen umgeben, daher denn auch hier die Unterscheidung der beiden Sinnesgebiete, des Geruchs- und Geschmackssinnes, im allgemeinen erst bei den Wirbeltieren an der Hand der morphologischen Differenzierung und der wesentlich abweichenden Beziehungen zum zentralen Nervensystem mit Sicherheit durchzuführen ist. Dagegen tritt uns bei den photochemischen Sinnesreaktionen von Anfang an ihre Beziehung zu Pigmentbildungen und zu phototropischen Bewegungen der Pigmente als ein charakteristisches Merkmal entgegen. Dabei spricht teils die Entwicklung dieser Sinnesorgane teils die Tatsache der Lichtreaktionen augenloser Tiere entschieden dafür, daß hier nicht etwa die Pigmentbildung das frühere, die Lichtempfindung das spätere sei, sondern daß die Pigmentbildungen nur vollkommenere photochemische Einwirkungen vermitteln, daß sie also Hilfsvorrichtungen darstellen, zu deren Entstehung doch schon die vorherige Existenz der Funktion vorauszusetzen ist. Das Ähnliche wird dann aber auch bei jenen Differenzierungen anzunehmen sein, welche die Riech- und Schmeckzellen auf den vollkommeneren Stufen der Organisation erfahren. Auch hier bildet wahrscheinlich die allgemeine chemische Reaktion des Integumentes den Ausgangspunkt, an den sich die speziellere Ausbildung einzelner Oberhautzellen zu besonderen chemischen Sinneszellen angeschlossen hat.

Hiernach läßt sich, wenn man von den mannigfachen, stetig ineinander übergehenden Zwischenstadien absieht, die gesamte Sinnesentwicklung in drei Hauptperioden sondern, die wesentlich durch das verschiedene Verhältnis der spezielleren Sinnesgebiete zu dem Hautsinnesorgan charakterisiert sind. Auf der ersten Stufe ist dieses letztere allein vorhanden: die Körperbedeckung ist Gesamtsinnesorgan. Auf einer zweiten Stufe scheiden sich von ihm innere Tastorgane, die tonischen Organe, und besondere Aufnahmegebilde für direkte chemische Reize sowie andere, welche die Träger lichtempfindlicher Substanzen sind. Von diesen speziellen Sinnesorganen funktionieren aber zunächst nur die lichtempfindlichen Teile als Einzelsinne, die übrigen besitzen anfänglich noch den Charakter mehrseitiger Sinne: das tonische Organ vereinigt wahrscheinlich frühe schon die Eigenschaften von Gehör und tonischem Sinn;

Geruchs- und Geschmackssinn erscheinen noch nicht geschieden. Indessen wird der Gesamtsinn, indem er allmählich die Reaktionsfähigkeit auf die an spezielle Organe übergegangenen Reize einbüßt, selbst aus einem allseitigen zu einem mehrseitigen Organ, welches nur noch Schmerz-, Druck- und Temperaturempfindungen auch fernerhin bewahrt. Endlich auf der dritten Stufe verwandeln sich, abgesehen vom Hautsinn, die bis dahin mehrseitigen Sinne in Einzelsinne: der Geruch scheidet sich vom Geschmack, zuletzt auch das Gehör von dem tonischen Sinn. Wählen wir an Stelle der obigen Ausdrücke die der pantotropen, polytropen und monotropen Sinnesorgane, so läßt sich daher die gesamte Sinnesentwicklung in den Satz zusammenfassen: der pantotrope Sinnesapparat differenziert sich in polytrope, und von diesen differenzieren sich diejenigen, die aus jenem ersten hervorgegangen sind, wieder in monotrope Organe, so daß beim Schluß der Entwicklung nur das allgemeine Sinnesorgan selbst, als das allein polytrop gebliebene, einer Reihe monotroper Sinnesorgane gegenüber steht. Von diesen aber hat sich allem Anscheine nach nur der Gesichtssinn von Anfang an als ein monotroper Sinn abgesondert, während tonischer Sinn und Gehör auf der einen, Geruch und Geschmack auf der andern Seite noch während einer längeren Zeit als zweiseitige Sinne vereinigt bleiben. Demnach lassen sich diese genetischen Beziehungen in dem folgenden Schema zusammenfassen:



d. Allgemeine Ursachen der Sinnesentwicklung.

Naturgemäß erhebt sich nun schließlich die Frage nach den Ursachen, welche diese Scheidung der Sinnesgebiete und damit die größer und größer werdende Mannigfaltigkeit der Empfindungssysteme bewirkt haben, eine Vervollkommnung, der sich selbst die nicht mangelnden regressiven Entwicklungen zum Teil als wesentliche Bestandteile unterordnen. Eine ins einzelne gehende Antwort auf diese Frage ist selbstverständlich nicht zu geben. Teils sind die Verhältnisse zu verwickelt, um sie auf ihre Bedingungen zurückführen zu können, teils können diese Bedingungen sogar dann, wenn sie ähnliche Wirkungen hervorbringen, von abweichender Art sein. Der allgemeine Ausdruck »Anpassung« faßt daher nur eine Fülle von Erscheinungen unter einem übereinstimmenden Namen zusammen, bei dem bloß der Enderfolg einer Reihe verwickelter und zum

Teil weit voneinander abweichender Vorgänge berücksichtigt ist. Immerhin werden zwei Voraussetzungen als wesentlich für jeden derartigen Vorgang von vornherein gemacht werden dürfen. Erstens werden die Erzeugnisse der Anpassung nie als Zufallsprodukte oder, was damit wesentlich identisch wäre, als Wirkungen von Ursachen angesehen werden dürfen, die erst unter dem Einfluß einer aller Wahrscheinlichkeit widerstreitenden Häufung von Umständen den Erfolg herbeiführen könnten. Zweitens wird Anpassung ihrem Begriff nach stets das Resultat zweier Faktoren sein, von denen bald der eine bald der andere im Übergewicht sein mag, von denen aber keiner jemals ganz zu entbehren ist: erstens einer Einwirkung äußerer, dem umgebenden Medium angehörender, und zweitens einer Mitwirkung innerer, von dem sich verändernden Lebewesen selbst ausgehender Bedingungen. Gegen beide Forderungen verstößt die von DARWIN gegebene Ableitung aus dem »Kampfe ums Dasein«, sobald dieser Kampf als eine bloße, durch die Gunst oder Ungunst der äußeren Daseinsbedingungen erfolgende »Auslese des Passendsten« angesehen wird. Denn dieses Moment wird immer nur die generelle Verbreitung der durch direkte Wechselwirkung mit der Umgebung vermittelten Abänderungen unterstützen; sie würde dieselben aber nur unter der Voraussetzung einer Anhäufung zufälliger Nebeneinflüsse, die aller Wahrscheinlichkeit widerstreitet, direkt herbeiführen können. Ein augenfälliges Beispiel hierfür bieten die sogenannten Schutzfärbungen der Tiere. Die grüne Farbe auf Blättern lebender Raupen kann sich möglicherweise durch Vererbung befestigt haben, weil die anders gefärbten häufiger ihren Feinden erlagen. Aber anzunehmen, daß auf diese Weise die grüne Farbe entstanden sei, das würde immer noch die Entstehung irgendwelcher Färbungen, und darunter namentlich auch der grünen, als ein nicht weiter zu erklärendes Faktum voraussetzen. Die Unwahrscheinlichkeit dieser Annahme verschwindet nun sofort, wenn man eine direkte Einwirkung der Umgebung auf die Färbungen der Tiere annimmt: dann sinkt aber auch jenes Moment des Schutzes ohne weiteres zu einer bloßen Nebenbedingung herab, die nicht die Entstehung der Schutzfärbung selbst erklärt, sondern nur über die Verbreitung und Erhaltung der mit ihr versehenen Spezies einigermaßen Rechenschaft gibt.

Wenden wir diese Gesichtspunkte auf das Problem der Differenzierung der Sinneswerkzeuge durch Anpassung an die verschiedenen Formen der äußeren Reize an, so bildet hierbei naturgemäß die den ursprünglichen Lebenseigenschaften des Protoplasmas entstammende Reizempfänglichkeit des Hautsinnesorgans den nicht weiter abzuleitenden Ausgangspunkt der Entwicklung. Das Problem selbst wird darum hier durch die ursprünglichen Eigenschaften dieses Organs als eines Gesamtsinnesorgans von

vornherein dahin näher bestimmt, daß seine Lösung nicht etwa in der Voraussetzung der plötzlichen Entstehung völlig neuer Formen der Reizbarkeit, sondern immer nur in der Abänderung der jenem Organ ursprünglich eigenen durch neu eintretende Wechselwirkungen mit der Umgebung bestehen kann. Unter den beiden Faktoren dieser Wechselwirkung wird dann naturgemäß der äußere nur darin liegen können, daß der Reiz in dem Hautsinnesorgan bzw. in einzelnen ihm besonders ausgesetzten Teilen desselben Veränderungen bewirkt, die diese Teile für den Reiz empfänglicher machen. Dazu ist die Möglichkeit eben dadurch gegeben, daß das Hautsinnesorgan von Anfang an für alle Reizformen, auch für diejenigen, für die es später die Reizbarkeit einbüßt, empfindlich ist, sofern nur die Reize mit hinreichender Stärke einwirken. Die Anpassung des allgemeinen Sinnesorgans an spezifische Sinnesreize besteht daher niemals in einer Erwerbung nicht dagewesener, sondern immer nur in einer auf begünstigte Stellen beschränkten Steigerung vorhandener Eigenschaften, wodurch solche Stellen teils überhaupt die betreffenden spezifischen Reize bei viel geringerer Reizstärke aufnehmen, teils aber ihren feineren Unterschieden und Abstufungen folgen, so daß dabei zugleich die einzelnen Empfindungssysteme fortschreitend mannigfaltiger werden. So werden z. B. chemische Einwirkungen in den für sie besonders günstig gelegenen Oberhautzellen im Eingang des Nahrungskanals chemische Veränderungen bewirken, durch die sie empfindlicher auf die chemischen Reize reagieren; das Licht wird in gewissen ihm besonders ausgesetzten Körperstellen die Ablagerung von Pigmenten verursachen, die stark lichtempfindlich sind, usw. Als leitendes Prinzip für die differenzierende Wirkung der äußeren Reize läßt sich daher dieses aufstellen: jede Reizbewegung strebt in den vorzugsweise von ihr getroffenen Elementen des Gesamtsinnesorgans Veränderungen hervorzubringen, die der Reizbewegung selbst konform sind und dadurch die Empfindlichkeit für den Reiz steigern. So wird die Tastempfindlichkeit gesteigert, indem die Druckreize Veränderungen des Gewebes erzeugen, welche die Nervenenden den Druckreizen zugänglicher machen. So werden die Sinneszellen des Geruchs- und Geschmackssinns für bestimmte, durch die Lebensbedingungen häufig einwirkende Reize empfindlicher, indem durch die chemischen Stoffe die Zelleninhalte selbst in chemisch wirksame Substanzen umgewandelt werden, usw. Sind wir auch nicht imstande, diese Veränderungen der Sinneselemente durch die Reize in jedem einzelnen Fall nachzuweisen, so bieten sich doch gerade bei den höheren Sinnen gewisse physikalische Analogien, die diese Umwandlung der Organe in Apparate von zunehmender Reizempfindlichkeit mindestens als die wahrscheinlichste, ja unter der

Voraussetzung des Entwicklungsprinzips eigentlich als die allein mögliche Hypothese erscheinen lassen.

So haben sich unter dem mechanischen Einfluß der Körperbewegungen zunächst, wie wir annehmen können, Vertiefungen des Integumentes gebildet, die der Erhaltung des Gleichgewichtes bei den Bewegungen günstig sind und bei den Wassertieren überdies den Bedürfnissen des Aufenthalts in verschiedener Tiefe entsprechen. Diese Hohlräume sind zunächst nach einem Prinzip der Ausbildung tierischer Bewegungen entstanden, welches dem obigen Prinzip der Reizeinwirkung analog ist: jede Bewegung differenziert ihre Werkzeuge nach rein mechanischen Gesetzen im Sinne der vollkommeneren Ausführung der Bewegung. Wie unsere Muskeln durch den Gebrauch sich stärken, die Sehnen elastischer werden, die Gelenkenden sich abschleifen, so bilden und akkommodieren sich auf einer früheren Stufe der Entwicklung die dem Körpergleichgewicht dienenden Höhlenbildungen des Integumentes unter der unmittelbaren Wirkung der Bewegungen selbst. Damit werden aber zugleich die inneren Oberflächen dieser Höhlen empfindlich für die Druckschwankungen der in ihnen enthaltenen Flüssigkeit: so werden die mechanischen Gleichgewichtsorgane zu tonischen Sinnesorganen. Hierdurch sind nun weiterhin die Bedingungen zur Aufnahme einer Gattung äußerer Sinnesreize gegeben, die bis dahin nicht oder doch nur bei ungewöhnlicher Stärke dem Tastorgan zugänglich waren: die tonischen Organe werden außer für die Bewegungen des eigenen Körpers auch für äußere Schallschwingungen empfindlich. Indem sodann aus dem unregelmäßigen Gewirr dieser Schwingungen solche mit regelmäßiger Periode, die vermöge bestimmter Lebensbedingungen in besonderer Häufigkeit auf das Organ einwirken, sich aussondern, werden die als Hilfsgebilde des tonischen Sinnes zu stäbchenförmigen oder cilientragenden Elementen umgestalteten Oberhautzellen durch die Einwirkung der Tonschwingungen im selben Sinne verändert, in welchem wir auch künstlich einen schwingungsfähigen Körper durch fortgesetzte Einwirkung von Schallschwingungen einer gewissen Periode zum Mitschwingen bringen können, indem sich da, wo die Dimensionen desselben einigermaßen veränderlich sind, die zum Mitschwingen günstigste Dimension durch partielle Elastizitätsänderungen des Gewebes herstellt. Sobald einmal auf diese Weise der Anfang zur Bildung von Sinneselementen gemacht war, deren Leistungen außerhalb des Funktionsbereichs der tonischen Organe, aus denen sie hervorgegangen, lagen, so waren damit aber auch schon von physikalischer Seite her die Bedingungen für jene weitere Differenzierung gegeben, die in der Sonderung der tonischen Sinnesorgane und der Hörorgane bestand, und infolge deren nun erst für die letzteren sich ein weiterer Spielraum der Vervollkommnung eröffnete.

Nicht minder augenfällig sind die physikalischen Analogien, die sich der Herleitung spezifischer Organe der Lichtempfindung aus der Wirksamkeit der äußeren Lichtreize zur Verfügung stellen. Hier liefert jene photochemische Wirkung des Lichtes auf gewisse Substanzen, wie sie bei der Farbenphotographie zur Anwendung kommt, schon außerhalb der organischen Natur eine Bestätigung des Satzes, daß allgemein Lichteinwirkungen auf lichtempfindliche Substanzen in den letzteren Veränderungen hervorbringen können, die der Art der Lichterregung entsprechen. Strahlen einer bestimmten Farbe werden hier von der Substanz absorbiert und erzeugen durch die chemische Zersetzung derselben einen dem einwirkenden Lichte entsprechenden Farbstoff. Freilich sind solche färbende Wirkungen gerade bei den Gebilden, die aller Wahrscheinlichkeit nach die Ausgangsorte der Farbenempfindungen sind, bei den Innengliedern der Zapfen und Stäbchen, bis jetzt nicht nachgewiesen. Aber wenn man bedenkt, daß, wie die Entdeckung des Sehpurpurs gezeigt hat, Farbenwandlungen organischer Substanzen uns sehr wohl entgehen können, weil sie vergänglich sind, so wird man in der anscheinend permanenten Farblosigkeit der Innenglieder kein entscheidendes Zeugnis gegen die Anwendung des Prinzips der Farbenphotographie durch Erzeugung von Körperfarben auf den Sehvorgang erblicken dürfen. Würden doch die direkten Farbenwirkungen die Dauer eines positiven, die indirekten die eines komplementären Nachbildes nicht übertreffen können. Das sind aber Zeiten, die der zur Bleichung des Sehpurpurs erforderlichen wohl noch lange nicht gleichkommen[1]. Auf der andern Seite machen es Erscheinungen, die in das Gebiet der oben erwähnten »schützenden Färbungen« hineinreichen, in hohem Grade wahrscheinlich, daß zu solchen photochemisch empfindlichen und selbst hinwiederum photochemisch wirksam werdenden Substanzen namentlich auch organische Stoffe des pflanzlichen und tierischen Körpers, und bei dem letzteren wieder in besonderem Maße die gefärbten Teile des Integumentes gehören. Wie die Pflanze im Dunkeln kein Chlorophyll bildet, so haben sich zahlreiche im Dunkeln lebende Tiere entfärbt[2]. Noch bestimmter zeigt sich aber dieser Einfluß des äußeren Lichtes darin, daß bei vielen Tieren die Färbung selbst mit der Belichtung sich ändern kann. Manche dieser Veränderungen sind freilich komplizierterer Art und beruhen, wie die Farbenänderungen des Chamäleons und anderer Reptilien und Amphibien, auf einer durch die Lichtreizung

[1] Immerhin dürfte damit der Weg zur experimentellen Nachweisung der vermuteten objektiven Farbenwirkungen angedeutet sein: man müßte ein Tier längere Zeit in monochromatischer Beleuchtung zubringen lassen, und dann nach der Tötung desselben die Netzhaut bei der gleichen Beleuchtung untersuchen.

[2] EIMER, Die Entstehung der Arten, Bd. 1, 1888, S. 93 ff.

bewirkten Innervation der den Farbstoff führenden Zellen, daher diese Tiere, im Gegensatz zu den direkten chromatogenen Wirkungen, im Lichte bleichen und im Dunkeln wieder gefärbt werden. Gerade in den Fällen aber, wo die Färbungen in Übereinstimmung mit den einwirkenden Lichtstrahlen erfolgen, handelt es sich offenbar um Erscheinungen, bei denen, gemäß dem oben ausgesprochenen allgemeinen Prinzip, das Licht photochemische Wirkungen hervorbringt, durch welche die von ihm getroffenen Elemente selbst photochemisch wirksam werden. Einen sprechenden Beleg hierzu bilden jene »Schutzfärbungen«, bei denen dieser Name zwar den Effekt, den die eingetretene Färbung haben kann, zutreffend bezeichnet, nicht aber die eigentliche Ursache, die vielmehr aller Wahrscheinlichkeit nach darin liegt, daß das Licht gewisse von ihm getroffene Substanzen färbt oder in ihren bereits vorhandenen Färbungen verändert. Vor allem gehören hierher die Färbungen von Raupen und von Schmetterlingspuppen, bei denen die Tatsache, daß sie, ganz unabhängig von irgend welchen Bedingungen des »Kampfes ums Dasein«, in hohem Grade geneigt sind, die Farbe ihrer Umgebung anzunehmen, zuerst von WOOD beobachtet und dann von E. B. POULTON in zahlreichen sorgfältigen Versuchen bestätigt worden ist[1]. Aus diesen Tatsachen ergibt sich zunächst, daß dem Protoplasma lebender Zellen, darunter namentlich auch dem der äußeren Körperbedeckung der Tiere, weit verbreitet und ursprünglich wohl allgemein in schwachem Grade die Eigenschaft zukommt, unter der Einwirkung von Licht chromatogene Substanzen zu entwickeln, die dem einwirkenden Licht ähnliche Strahlen aussenden. Weiterhin weist dann aber der konstante Zusammenhang, in welchem auf allen Stufen des Tierreichs die Ablagerung von Pigmenten und das Auftreten von Sehorganen zueinander stehen, sowie die Wirkungen, die das Licht teils auf die Färbungen dieser Sehpigmente, teils auf die Bewegungen derselben ausübt, direkt darauf hin, daß die spezifische Umwandlung bestimmter Teile des Integuments in Sehzellen ein Vorgang ist, der selbst zu diesen Erzeugungen photochemischer Substanzen durch die Wirkung des Lichtes gehört. Gerade bei den niedersten Tieren, bei denen die Sehorgane aus einfachen von Pigment umgebenen Becherzellen bestehen, scheint ohnehin nicht selten die Lage dieser Gebilde den unmittelbaren Einfluß der Lichtbestrahlung auf ihre Entstehung anzudeuten, indem sich an den vorzugsweise dem Licht exponierten Teilen der Körperbedeckung einzelne Zellen mit Pigmentscheiden umhüllen und so den Charakter von Sehzellen gewinnen[2].

[1] E. B. POULTON, Phil. Transact., Vol. 178, 1887, p. 312. Vgl. dazu auch die Bemerkungen von O. WIENER über die Beziehungen dieser Erscheinungen zur Farbenphotographie mittels Körperfarben, WIEDEMANNS Annalen, Bd. 55, 1895, S. 268.

[2] Charakteristisch ist in dieser Beziehung die Lage der Augen bei den Turbellarien

Diesen objektiven Einflüssen, durch die sich die Organisation des Gesamtsinnesorgans unter der mechanischen oder chemischen Wirkung der äußeren Reize nach dem im einzelnen mannigfach variierenden, im ganzen aber übereinstimmenden Gesetze der Steigerung der Reizempfänglichkeit für die Reize differenziert, entsprechen aber zugleich subjektive Reaktionen, die jenen in gleichem Sinne entgegenkommen. Sie sind es, die, wie wir wohl annehmen dürfen, ganz besonders bei der Auslese der für die Entwicklung der spezifischen Organe günstigsten Körperstellen wirksam sind. In erster Linie steht hier jene dem lebenden Protoplasma wahrscheinlich allgemein zukommende, und dann in den Reizungserscheinungen der Nerven- und Sinneselemente besonders sich ausprägende Steigerung der Reizbarkeit durch die Reize, die uns früher als das Elementarphänomen der Übungsvorgänge begegnet ist[1]. Dies verbindet sich nun mit dem noch ursprünglicheren psychophysischen Elementarphänomen der Bewegungsreaktion auf Reize, deren einfachstes mechanisches Schema in der Reflexerregung vorliegt, die aber gerade auf den niedrigsten Stufen der Tierwelt ihren wesentlichen Charakter dadurch empfängt, daß sie nicht bloß eine mechanische Reaktion ist, sondern als solche nur unter dem Einflusse besonderer Übungsbedingungen zurückbleibt, während sie ursprünglich überall und für die wichtigsten Funktionsgebiete bleibend einen psychophysischen Charakter bewahrt. Denn die Reizwirkung auf die zentralen Elemente wird hier sichtlich von Empfindungen und Gefühlen begleitet, die der ausgelösten Bewegung die Eigenschaften einer einfachen, triebhaften Willenshandlung verleihen. Darum können wir das Hauptmoment jenes subjektiven Faktors speziell bei den Anpassungsvorgängen im Gebiet der Sinnesentwicklung dahin zusammenfassen, daß die Reize, mit ihrer direkten, in den physikalisch-chemischen Eigenschaften der lebenden Substanz begründeten, anpassenden Wirkung auf die Sinneselemente, in den empfindenden Lebewesen zugleich Triebe und mit diesen Trieben verbundene Bewegungsreaktionen auslösen, die einerseits mechanische Erfolge der Wechselwirkungen zwischen Reiz und erregbarer Substanz, anderseits zweckmäßige Handlungen sind. Als solche erscheinen sie uns aber deshalb, weil durch ihre einmalige Ausführung die dem Organismus adäquate Wirkung des Reizes gefördert, und durch ihre Wiederholung gemäß dem Prinzip der Übung

---

sowie bei Amphioxus lanceolatus, bei welchem die einfachen Becheraugen asymmetrisch, zugleich aber so gelagert sind, daß sich die Öffnungen der Becher dem einfallenden Lichte zuwenden. Diese Lage kann wohl gleichzeitig physikalisch als eine phototropische Wirkung und teleologisch als eine Anpassung des Organs an seine Leistung aufgefasst werden. (Vgl. Hesse, Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 63, 1898, Taf. XXIV, Fig. 3.)

[1] Vgl. oben Kap. III, S. 111 ff.

die Leistung der an der Funktion beteiligten organischen Substrate vervollkommnet wird.

Nun kann freilich nicht davon die Rede sein, diese Reaktionserfolge auf jenen Stufen der Entwicklung, denen die Differenzierung der Sinneswerkzeuge angehört, direkt zu verfolgen. Vielmehr können auch hier nur die analogen Wirkungen im kleinen aufgezeigt werden, die noch bei den entwickelten Sinnen die Funktion auf ihre Werkzeuge ausübt. Die Leistungsfähigkeit unserer Sinnesorgane wird aber durch die Einwirkung der Reize in der Regel nur dann gesteigert, wenn bestimmte, dem Gebiet der Triebäußerungen angehörende Handlungen dem Reiz entgegenkommen. So wird die planmäßige Übung des Gehörorgans in dem aufmerksamen Hinhören auf Schallreize von der Ohrenheilkunde als ein wirksames Hilfsmittel zur Heilung der Gehörsschwäche angewandt[1]. So wird ferner unser Auge durch einen längeren Aufenthalt im Freien, der uns zum fortwährenden Sehen in große Entfernungen nötigt, in seiner Sehschärfe vervollkommnet, während nicht minder die durch die Beschäftigung mit nahen Objekten erworbene Myopie eine für die besondere Richtung der Funktionen wiederum zweckmäßige, wenn auch in ihren weiteren Erfolgen möglicherweise das Organ beeinträchtigende Anpassung ist. In allen diesen Fällen allmählicher Veränderungen der Sinneswerkzeuge unter bestimmten Übungsbedingungen spielen die Triebe eine entscheidende Rolle: durch den Willen zu hören, durch den Willen ferne Gegenstände zu sehen, wird dort das Gehör-, hier das Sehorgan in seinen Funktionen vervollkommnet, d. h. in der besonderen Richtung der Reizwirkung den Lebensbedingungen angepaßt. Denken wir uns diese Anpassungs- und Differenzierungsvorgänge über eine lange und vielgestaltige Entwicklung ausgedehnt, so sind wir wohl auch hier berechtigt, den allgemeinen Grundsatz anzuwenden, daß nach den bekannten Wirkungen, die wir im kleinen nachweisen können, die unbekannteren, die uns im großen entgegentreten, zu beurteilen seien. Dies führt dann aber zu einem allgemeinen Prinzip der Sinnesentwicklung, das zu der Lehre von der ursprünglichen spezifischen Energie der Sinnesqualitäten im vollen Gegensatze steht. Wir können dasselbe als ein Prinzip der Anpassung der Sinnesfunktionen an die Reize und der Sinneswerkzeuge an die Funktionen bezeichnen. Näher läßt es sich folgendermaßen formulieren: Die Differenzierung der Sinne ist ein Erzeugnis der mechanischen und chemischen Einwirkungen auf die lebende Substanz und der diesen Einwirkungen entgegenkommenden Triebe der empfindenden Wesen. Durch diese Wechselwirkung der äußeren Reize und der inneren Triebe

[1] Urbantschitsch, Zeitschrift für Ohrenheilkunde, Bd. 33, 1898, S. 238 ff.

differenziert sich zunächst das Hautsinnesorgan gegenüber der sonstigen Leibessubstanz. Dann differenzieren sich die einzelnen mit besonderer Empfindlichkeit ausgestatteten Teile des Hautsinnesorgans, und endlich aus diesen wieder die spezifischen mechanischen und chemischen Sinneswerkzeuge samt den Empfindungen, die sie vermitteln.

Als Johannes Müller das Prinzip der spezifischen Sinnesenergien aufstellte, galt in den organischen Naturwissenschaften fast uneingeschränkt die Lehre von der Konstanz der Arten, und im Rahmen dieser Lehre bot dann naturgemäß auch die Annahme, daß es ursprünglich verschiedene spezifische Sinnesnerven oder Sinneselemente gebe, keine Schwierigkeit. In dem Augenblick, wo durch Darwin die Entwicklungstheorie allgemeinere Verbreitung fand, konnte dann freilich der Widerspruch, in welchem diese Theorie mit jenem Prinzip stand, kaum verborgen bleiben. In der Tat hat auf diese Unvereinbarkeit G. H. Lewes schon sehr bald nach dem Erscheinen von Darwins Hauptwerk hingewiesen[1]. Wie sehr aber im allgemeinen in der Physiologie die Lehre von den spezifischen Energien festgewurzelt war, dafür liefert wohl das sprechendste Zeugnis der Umstand, daß gerade solche neue Befunde, die an sich sehr geeignet gewesen wären, Zweifel an jener Lehre zu erwecken und die Frage nach den genetischen Beziehungen der verschiedenen Sinne anzuregen, das Gegenteil dieses Erfolges bewirkten, indem man sich durch sie nur veranlaßt sah, die bis dahin angenommenen spezifischen Qualitäten oder »Modalitäten« noch um einige weitere zu vermehren. Dies zeigtè sich vor allem bei dem wichtigen Nachweis von Goltz, daß das Bogenlabyrinth nicht, wie bis dahin angenommen worden war, ein Teil des Gehörorgans, sondern ein die Vorstellungen des Gleichgewichts und der Bewegungen des eigenen Körpers erzeugendes inneres Sinnesorgan sei[2]. Indem dabei die Verwandtschaft der durch dieses Organ vermittelten Empfindungen und Reflexe mit den Druckempfindungen und den Reflexen des Hautsinnesorgans ebenso unbeachtet blieb wie seine genetische Beziehung zum Gehörorgan, wurde das tonische Sinnesorgan bald als ein »sechster Sinn« mit spezifischen Qualitäten, bald auch als ein ohne die Dazwischenkunft irgend welcher Empfindungen wirkender Regulierungsapparat aufgefaßt. Nicht minder war man bei der Auffindung irgend welcher sonstiger Sinnesapparate der Tiere, die sich nicht sofort unter die vorhandenen Rubriken ordnen ließen, wie z. B. bei den becherförmigen Organen der Fische, bereit, von weiteren neuen spezifischen Sinnesapparaten zu sprechen[3].

Auf die hauptsächlichsten physiologischen Tatsachen, die ein an die Stelle des Begriffs der spezifischen Energie zu setzendes Prinzip der Anpassung an den Reiz und demnach auch eine wesentlich von den äußeren Sinnesapparaten ausgegangene Differenzierung der Empfindungen wahrscheinlich machen, ist schon in der ersten Auflage des vorliegenden Werkes (1874) von mir hingewiesen worden. In der Physiologie sind diese Ausführungen teils unbe-

[1] G. H. Lewes, Physiology of common life, Vol. 2, 1860, p. 25. Problems of life and mind, 1874, p. 135. Ähnliche Gesichtspunkte machte A. Horwicz geltend (Psychologische Analysen auf physiologischer Grundlage, I, 1872, S. 108).

[2] Goltz, Pflügers Archiv, Bd. 3, 1870, S. 172.

[3] Leydig, Handbuch der Histologie des Menschen und der Tiere, 1857, S. 196.

achtet geblieben, teils hat man auf sie mit der Annahme einer spezifisch verschiedenen Funktion der Rindenelemente des Gehirns geantwortet[1], einer Annahme, die ihrerseits mit zahlreichen Tatsachen der Gehirnphysiologie unvereinbar ist[2], abgesehen davon, daß, wie oben bemerkt, die Voraussetzung einer primär in den Sinneszentren des Gehirns entstandenden Differenzierung zu völlig unvollziehbaren Vorstellungen über die stattfindenden Anpassungsvorgänge führen würde (S. 505 f.). Dagegen ist als eines Versuchs, speziell eine Theorie der Licht- und Farbenempfindungen auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Betrachtungen zu gewinnen, W. PREYERS Hypothese der Entwicklung der Farben- aus den Temperaturempfindungen zu erwähnen. Doch sind die Grundlagen dieser Hypothese weder mit den vergleichend-anatomischen Tatsachen noch mit den Ermittelungen über den Ursprung und die Bedingungen der Temperaturempfindungen zu vereinigen[3]. Der den spezifischen Sinnesenergien als Hauptstütze dienende Satz von den spezifischen Empfindungen nach elektrischer und mechanischer Reizung der Nervenfasern wurde sodann von M. DESSOIR hinsichtlich seiner Allgemeingültigkeit bestritten, während sich H. SCHWARZ gegen die philosophischen Voraussetzungen der ganzen Lehre wandte[4]. Die bedeutsamsten Einwände gegen diese ergaben sich jedoch allmählich auf dem Gebiet der vergleichenden Physiologie aus den morphologischen Tatsachen der Sinnesentwicklung und teilweise auch aus den Beobachtungen über die Sinnesperzeptionen niederer Tiere. Der Erste, der die Existenz von »Übergangs-Sinnesorganen« annahm, in denen Funktionen vereinigt seien, die sich später auf verschiedene Organe verteilten, war wohl JOHANNES RANKE. Er fand, daß bei vielen Insekten die Hörstäbchen eine Beschaffenheit besäßen, die sie zur Perzeption verschiedener Schallqualitäten kaum geeignet mache, und daß sie zugleich von Taststäbchen wenig verschieden seien, so daß das ganze Organ sich von dem Tastorgan noch wenig differenziert habe. Ebenso vermutete er, daß die Sehorgane der Blutegel gleichzeitig als Tast- und als Geschmacksorgane funktionierten. Demnach meinte er, möglicherweise könnten die spezifischen Energien überhaupt »als etwas Erlerntes betrachtet werden«[5]. Zu einem ähnlichen Ergebnis gelangte dann später W. NAGEL auf Grund seiner Untersuchungen über die Organe des Geruchs- und Geschmackssinnes. Auch er sah, wie das ja ohnehin die Entwicklungsgeschichte nahelegte, in dem Tastsinn den Ausgangspunkt für die Entwicklung aller Spezialsinne, und Beobachtungen wie Versuche führten ihn zu der Überzeugung, daß speziell der Geruchs- und Geschmackssinn, auch nachdem sie sich von dem Tastsinne geschieden haben, noch lange zu einem nicht differenzierten »chemischen Sinn« verbunden seien. Er bezeichnete daher das Tastorgan als »Universalsinnesorgan«, solche noch nicht zu gesonderter spezifischer Energie gelangte einzelne Sinneswerkzeuge aber als »Wechselsinnesorgane«[6]. Wie man sieht, decken

[1] H. MUNK, Sitzungsber. der Berliner Akademie, 20. Juni 1889, S. 7 ff.
[2] Siehe S. 387 ff.
[3] W. PREYER, Über den Farben- und Temperatursinn. PFLÜGERS Archiv, Bd. 25, 1831, S. 31.
[4] M. DESSOIR, Archiv für Physiologie, 1892, S. 175. H. SCHWARZ, Das Wahrnehmungsproblem, 1892, S. 166 ff. Die Umwälzung der Wahrnehmungshypothesen, 1895. 2. Teil, das Problem der Sinnesqualitäten.
[5] J. RANKE, Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. 25, 1875, S. 143.
[6] WILLIBALD NAGEL, Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchung über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibliotheca zoolog., Bd. 7, 1894, S. 25.

sich die Ausdrücke »Übergangs-« und »Wechselsinnesorgane« wesentlich mit dem oben (S. 514) definierten Begriff »polytroper Sinnesorgane«; nur hebt jeder jener Ausdrücke eine andere Seite dieses Begriffs hervor. Bei dem »Übergangssinnesorgan« denkt man an die genetische Zwischenstufe, die das Organ einnimmt, bei dem »Wechselsinnesorgan« an seine wechselnde Funktion. Der allgemeinere Ausdruck »polytrop« schließt nun auch noch den weiteren Fall ein, daß ein solches Organ bei einer und derselben Reizeinwirkung als »gemischtes«, d. h. gleichzeitig in der einen und in der andern Richtung funktioniert, ein Fall, der gerade bei demjenigen Sinnesorgan zutrifft, das, nachdem es die Bedeutung eines Universalsinnes eingebüßt hat, fortan noch polytropes Organ bleibt, bei dem Hautsinnesorgan. Denn es kann einen Reiz gleichzeitig als Druck- und als Temperaturreiz und eventuell sogar auch noch als Schmerzreiz empfinden. Übrigens finden sich in der zoologischen Literatur gerade bei den Sinnesorganen so mannigfache Beispiele von abweichender Differenzierung und von wechselnder Funktion der nämlichen Organanlagen, z. B. Übergänge ursprünglicher Tast- oder Schmeckorgane in Augen oder Rückbildungen von Sehorganen zu Tastgebilden usw., daß schon damit die Annahme bestimmter Funktionsgrenzen zwischen den verschiedenen Sinnesgebieten wenigstens innerhalb der phylogenetischen Entwicklung hinfällig wird. Wie den Zoologen der Einfluß nicht entgangen ist, den die äußeren Lebensbedingungen auf die spezifische Sinnesentwicklung ausüben, so sind sie aber nicht minder, sobald sie irgend der Lebensweise der Tiere ihre Aufmerksamkeit zuwandten, dazu geführt worden, die Funktion als die der Differenzierung der Organe vorausgehende Bedingung zu erkennen. Da die Ausübung der Funktionen überall auf bestimmte tierische Triebe zurückführt, so ist damit zugleich jenem subjektiven Faktor der Sinnesentwicklung sein Recht zugestanden, der oben als ein stets mit den objektiven Einflüssen zusammenwirkender bezeichnet wurde. Besonders gebührt hier TH. EIMER das Verdienst, dieses Moment der Abhängigkeit der organischen Substrate von der Ausübung der Funktionen als ein »biologisches Grundgesetz« betont zu haben[1].

NAGELS weitere Meinung, daß sich überhaupt erst bei den Lufttieren diese Sinnesgebiete voneinander geschieden hätten, weil im Wasser gelöste Flüssigkeiten nicht als Geruchsreize wirkten, ist dagegen, angesichts der auffallenden Differenzierung beider Organe in der ganzen Klasse der Fische, schwerlich zu halten. Wenn man bedenkt, daß bei den Fischen das ganze Vorderhirn im wesentlichen Riechzentrum ist, so darf man vielleicht eher vermuten, daß hier eine ganz besonders feine Differenzierung der Riechorgane stattgefunden habe, welche die Tiere befähigt, im Wasser gelöste Riechstoffe noch bei verhältnismäßig großer Verdünnung zu perzipieren. Das wesentliche Merkmal des Geschmacks- gegenüber dem Geruchssinn scheint mir zunächst darin zu liegen, daß der erstere speziell für die an die Nahrungsaufnahme gebundenen chemischen Reize adaptiert ist, während der letztere die Bedeutung eines allgemeineren, den chemischen Einwirkungen der weiteren Umgebung zugänglichen Sinnes besitzt. Die speziellere Adaptation an Wasser oder Luft ist dann wohl erst die Wirkung einer besonderen, von den Lebensbedingungen der Tiere abhängigen Differenzierung.

[1] TH. EIMER, Die Entstehung der Arten, Bd. 1, 1888, S. 335 ff. Bd. 2, 1897, S. 12 ff. Vgl. auch W. NAGEL, a. a. O. S. 39.

Neuntes Kapitel.

Intensität der Empfindung.

1. Die Bewußtseinsinhalte als Größen.

a. Physische und psychische Größen.

Jeder Erfahrungsinhalt, mag er nun in seinem Zusammenhang mit der objektiven Welt oder in seiner unmittelbaren Zugehörigkeit zu subjektiven Erlebnissen betrachtet werden, vereinigt in sich qualitative und quantitative Eigenschaften. Wie die objektiven Raum- und Zeitstrecken die Naturkräfte und Massen neben qualitativen Faktoren überall quantitative Bestimmungen enthalten, so bietet auch der nach seinen subjektiven Eigenschaften betrachtete Bewußtseinsinhalt beide Seiten zugleich dar. Eine Empfindung, ein Gefühl, eine Raum- oder Zeitvorstellung, ein Affekt oder ein Willensvorgang, sie sind qualitative Zustände von quantitativ veränderlicher Beschaffenheit. Die Empfindungen und Gefühle müssen eine gewisse Stärke besitzen, damit sie in ihren eigentümlichen Qualitäten aufgefaßt werden können, und die räumlichen und zeitlichen Vorstellungen sind nicht minder wie die in der Zeit verlaufenden Gemütsbewegungen quantitativ vergleichbar und meßbar.

So sind Qualität und Quantität Modi des Seins, die in keiner Erfahrung jemals von einander isoliert werden können, und in die irgend ein Erfahrungsinhalt nur deshalb durch Abstraktion zerlegbar ist, weil im allgemeinen jede dieser Grundeigenschaften unabhängig von der andern variiert werden kann. Freilich ist dies eine Bedingung, die, wie wir bald sehen werden, gerade auf psychologischem Gebiet keineswegs überall zutrifft. Immerhin gibt es hinreichend viele Fälle, in denen diese Möglichkeit einer unabhängigen Veränderung wenigstens annähernd verwirklicht ist. Auch darf man nie vergessen, daß es sich hier nicht um eine Sonderung der Erscheinungen selbst handelt, sondern um eine l o g i s c h e, auf eine vorangegangene Abstraktion gegründete Unterscheidung; daher denn auch auf beiden Gebieten die Frage, ob und in welchem Umfang jene beiden Faktoren von einander unabhängig sind, oder inwieweit der eine auf den andern zurückgeführt werden kann, jeweils einer besonderen empirischen Prüfung anheimfällt.

Mit diesen Verhältnissen hängen nun zugleich die wesentlichen Unterschiede zusammen, die trotz dieser für alle Erfahrung gültigen Ver-

bindung qualitativer und quantitativer Bestimmungen beide für die physikalische und für die psychologische Betrachtung mit sich führen. Diese Unterschiede sind in der Tat so augenfällig, daß man sie nicht selten zu einem Gegensatz erweitern zu können glaubte, indem von der Naturwissenschaft behauptet wurde, sie habe, als eine Anwendung der abstrakten Mechanik auf konkrete Phänomene, eigentlich nur Zahl- und Raumgrößen und deren Relationen zu ihrem Inhalt, also Begriffe, die, so gut wie die der Arithmetik und Geometrie, rein quantitativer Natur seien, indes die innere Erfahrung ein bloßes Schauspiel qualitativer Zustände und Veränderungen biete. Eine solche Unterscheidung läßt sich aber schon deshalb nicht aufrecht erhalten, weil die Gegenüberstellung einer äußeren und einer inneren Erfahrung als zweier gänzlich disparater Gebiete, selber unhaltbar ist. Gibt es an und für sich bloß *eine* Erfahrung, die nur im einen Fall mit ausschließlicher Rücksicht auf ihre objektiv gegebenen Inhalte, im andern in ihrer unmittelbaren subjektiven Beschaffenheit betrachtet werden kann, so ist es selbstverständlich, daß diese Verschiedenheit der Standpunkte die Grundeigenschaft aller Erfahrung, daß sie unserer Betrachtung eine qualitative und eine quantitative Seite bietet, nicht alterieren kann. Gleichwohl bleibt in *einer* Beziehung ein Unterschied, der notwendig in dem Maße klarer hervortritt, als die Eigenart der wissenschaftlichen Aufgaben hier wie dort zu deutlicherem Bewußtsein erhoben wird. Die Physik ist tatsächlich in steigendem Maße bemüht gewesen, die Qualitätsbegriffe auf diejenigen Formen einzuschränken, die in den allgemeinen Bedingungen der objektiven Anschauung enthalten sind, und dagegen alles aus ihnen zu eliminieren, was bloß der subjektiven Empfindung angehört. Darum bleiben, nachdem diese Elimination zu Ende geführt ist, die räumlich-zeitlichen Bestimmungen als die einzigen übrig, die sich, da der Zeitverlauf des Geschehens selbst wieder auf eine räumliche Änderung zurückgeführt wird, schließlich auf die Qualitätsbegriffe des *Raumes* einschränken. Hier gibt es aber nur *zwei* nicht weiter aufeinander reduzierbare Grundqualitäten des im Raum zu denkenden Substrates der Erscheinungen: die *Richtung* und die *Geschwindigkeit der Lageänderung*, deren jede dann nur noch quantitativ variierbar gedacht werden kann. Die Richtung setzt so die Beziehung auf gegebene oder willkürlich angenommene Orientierungsrichtungen, also auf ein räumliches Koordinatensystem, die Geschwindigkeit die Beziehung auf eine Geschwindigkeitseinheit voraus. Infolge dieser Reduktion der qualitativen Bestimmungen der Erscheinungswelt auf die zwei mathematischen Qualitäten der Richtung und der Geschwindigkeit, zu denen als ein zu ihrer beider Messung und zur Bestimmung der im Raum gegebenen geson-

derten Objekte noch erforderlicher Begriff die Zahl kommt, trägt die physikalische Betrachtung ein so vorherrschend quantitatives Gepräge, daß die qualitativen Unterschiede der Begriffe um so leichter übersehen werden können, als gerade unter der Zuhilfenahme der Zahlbegriffe jene Qualitätsunterschiede übereinstimmenden Funktionsbeziehungen untergeordnet werden können, die eine übereinstimmende mathematische Behandlung für sie möglich machen. Nichtsdestoweniger ist es klar, daß eine gerade Linie im Raum und eine Geschwindigkeit, eine Richtungs- und eine Geschwindigkeitsänderung an und für sich qualitativ verschiedene Dinge bleiben, daher sie denn auch aus der für sie gewählten übereinstimmenden Symbolik immer wieder in ihre ursprüngliche Bedeutung übersetzt werden müssen, wenn man sich über das Ergebnis einer Untersuchung Rechenschaft geben will.

Demgegenüber bewahrt nun die Psychologie ihrer eigensten Aufgabe gemäß die ganze qualitative Mannigfaltigkeit der unmittelbaren Erfahrung. Wo die physikalische Analyse der Erscheinungen irgend eine qualitative Mannigfaltigkeit auf eine quantitative Stufenfolge gleichartiger räumlicher Vorgänge zurückführt, da muß umgekehrt die Psychologie grundsätzlich die Fülle der in der unmittelbaren Erfahrung gegebenen Qualitäten bewahren oder sogar, wo es geschehen kann, durch planmäßige Ausbildung der subjektiven Unterscheidungen zu vervollständigen suchen. So reduziert die Physik das System der Lichtempfindungen in der Übertragung auf das objektive Licht auf ein System schwingender Bewegungen, die bloß nach Richtung und Geschwindigkeit veränderlich sind, innerhalb dieser beiden räumlichen Eigenschaften aber der qualitativen Veränderung der Empfindungen eine reine Stufenleiter quantitativer Abstufungen substituieren. So führt sie ferner die Mannigfaltigkeit der Klangempfindungen auf ein System regelmäßig periodischer Luftschwingungen zurück, indem sie die Qualitätsunterschiede der Tonreihe wiederum durch quantitative Unterschiede der Schwingungsdauer, die Verbindung mannigfaltiger Empfindungen in den zusammengesetzten Klängen aber durch komplexe, in einfache Schwingungen rein quantitativ zerlegbare Schwingungsformen ersetzt. Im strengen Sinne existieren daher für die physikalische Betrachtung jene subjektiven Qualitätsunterschiede überhaupt nicht mehr. Da sie jedoch für unsere unmittelbare Naturbetrachtung und für das der letzteren folgende praktische Leben fortan ihre Herrschaft behaupten, so hat die Physik gleichzeitig eine vermittelnde Betrachtungsweise ausgebildet, die es jeden Augenblick gestattet, die einzelnen Glieder des Systems subjektiver Qualitäten in die des objektiven, für die Naturwissenschaft gültigen Systems zu übertragen. Man pflegt dieses Verhältnis als ein solches der realen

Objekte zu den ihre Stelle vertretenden subjektiven Zeichen aufzufassen. Besser würde es wohl ein solches der erschlossenen objektiven Vorgänge zu den auf sie bezogenen unmittelbaren Inhalten des Bewußtseins genannt werden. Wie man es aber auch ansehen möge, auf alle Fälle bleibt jene Beziehung des subjektiven Systems der Empfindungen zu dem objektiven der vorausgesetzten Bewegungsvorgänge eine äußerliche, die bloß der praktischen Verständigung dient. Wir finden es einfacher, vom grünen Licht des Spektrums, statt von einer Wellenlänge zwischen 550 und 500 Millionteilen eines Millimeter zu reden, obgleich wir im physikalischen Sinne unter dem Wort Grün schlechterdings nur einen solchen Spielraum von Schwingungszahlen verstehen.

Abgesehen von der in vielen Fällen größeren Umständlichkeit der physikalischen Bezeichnungen, gibt es zwei schwerwiegende Gründe, die die Beibehaltung dieses subjektiven Zeichensystems veranlassen. Erstens hat eben dieses System ursprünglich als ein treues Abbild der Objekte selbst gegolten, und nur allmählich ist die Wissenschaft zu der Auffassung einer durchgängigen Verschiedenheit des objektiven Geschehens und der subjektiven Vorstellung vorgedrungen. Zweitens bietet, auch nachdem diese Stufe erreicht ist, die subjektive Vorstellung fortan das unentbehrliche Hilfsmittel dar, um auf die objektiven Dinge selbst zurückzuschließen. Denn noch heute können wir der Lichtempfindungen und ihrer Unterschiede bei unseren Messungen objektiver Lichtstärken, oder können wir der subjektiv wahrgenommenen Schwebungen der Töne nicht entbehren, um Unterschiede der Schwingungszahlen festzustellen; und wenn selbst das erstrebte Ziel, alle physikalischen Erscheinungen ausschließlich mit objektiven Maßen zu messen, jemals erreicht werden sollte, so würde das wiederum nur mit Hilfe räumlicher Darstellungen ihres Verlaufs möglich sein, die, wie alle räumlichen Wahrnehmungen, mit den Fehlern unserer subjektiven Auffassung behaftet sind, deren Elimination immer nur annähernd möglich ist. Darum zerfällt die physikalische Betrachtung im Grunde stets in zwei Bestandteile: in einen ersten, im eigentlichen Sinne physikalischen, der den objektiven Inhalt der Naturerscheinungen nach völliger Ausschaltung der subjektiven Faktoren und ohne jede Rücksicht auf sie zur Aufgabe hat; und einen zweiten, im eigentlichen Sinne psycho-physischen, der zwar das gleiche System objektiver Erscheinungen zugrunde legt, dabei aber unsere Empfindungen, unsere räumlichen und zeitlichen Vorstellungen als ein subjektives Zeichensystem benutzt, mit dessen Hilfe die objektiven Werte aufgefunden, in ihren Veränderungen verfolgt und gemessen werden können. Die erste Betrachtungsweise in ihrer isolierten Durchführung ist nur in der abstrakten physikalischen Theorie möglich, während die experimentelle

Physik stets zugleich auf die Benutzung psychophysischer Hilfsmittel angewiesen bleibt.

Diesen Zustand der älteren und ausgebildeteren Wissenschaft wird sich nun die Psychologie zunächst in dem Sinne zum Vorbilde nehmen müssen, daß sie sich die Untersuchung eben jener subjektiven Bewußtseinsinhalte, die für den physikalischen Standpunkt nur den Wert eines Zeichensystems besitzen, zur Aufgabe nimmt. Demnach werden aber für die Psychologie umgekehrt die auf physikalischer Seite nachgewiesenen objektiven Vorgänge ihrerseits bloß als Hilfsmittel zur Erzeugung unmittelbarer Bewußtseinsinhalte und, wo es möglich ist, zu quantitativen Bestimmungen ihrer Verhältnisse gelten können. Nicht wie sich die Empfindungen zu den äußeren Reizen, sondern wie sie sich zu einander verhalten, und nicht wie unsere räumlichen und zeitlichen Vorstellungen ein treues oder ein mehr oder weniger unsicheres Maß der objektiven Raum- und Zeitgrößen sind, sondern wie jene Vorstellungen sich bilden, wie sie sich dieser Bildungsweise gemäß verändern und in ihren Verhältnissen wechseln, dies zu ermitteln ist die psychologische Aufgabe. So besteht das psychologische Problem in einer vollen Umkehrung des physikalischen. Wie aber die Physik der Empfindungen und der subjektiven räumlichen und zeitlichen Wahrnehmungen bei den Maßbestimmungen physikalischer Phänomene nicht entraten kann, so bedarf die Psychologie der objektiven Vorgänge und ihrer durch die Physik festgestellten Eigenschaften, um zu einer exakteren Betrachtung des Seelenlebens zu gelangen. Auch hier sind dann die physischen Einwirkungen oder Ausdrucksformen im letzten Grunde nur unentbehrliche Hilfsmittel, nicht selbständige Inhalte der psychologischen Untersuchung. So bilden die *psychophysischen* Beziehungen überhaupt ein mittleres Gebiet, das auf der einen Seite in die Naturlehre, auf der andern in die Psychologie hinüberreicht, und das in beiden Fällen eine verschiedene, jedesmal aber nur eine auxiliäre Bedeutung besitzt. Für die physikalische Betrachtung bilden unsere Empfindungen und subjektiven Wahrnehmungen ein System von *Zeichen*, das auf die von dem Subjekt unabhängig gedachte Erscheinungswelt zurückweist. Für die psychologische Betrachtung bilden umgekehrt die unter der Herrschaft der physikalischen Methoden stehenden äußeren Bewegungsvorgänge ein System von *Reizen*, die wir zur willkürlichen Erzeugung und Variation der seelischen Erscheinungen verwenden. Auch das Verhältnis des zwischen Physik und Psychologie mitten inne liegenden psycho-physischen Gebietes zu beiden Wissenschaften findet so in den Begriffen des Zeichens und des Reizes seinen charakteristischen Ausdruck. Die Physik kann ebensowenig der subjektiven Zeichen wie die Psychologie der objektiven Reize entbehren:

wie das Zeichen eine psychische Qualität, so ist umgekehrt der Reiz ein physischer Bewegungsvorgang, dem ein psychisches Erlebnis entspricht. Darum sind Zeichen und Reiz Begriffe, die, dem gleichen psychophysischen Zwischengebiet angehörend, entgegengesetzten Grenzpunkten desselben entsprechen. Das Zeichen liegt auf der subjektiven Seite und ist nach der Richtung der objektiven Erscheinungswelt orientiert, der Reiz auf der objektiven, ist aber umgekehrt der subjektiven Welt zugekehrt. Wie dort das Zeichen, so ist hier der Reiz nur ein unentbehrliches Hilfsmittel, nicht das Objekt der Untersuchung.

b. Die Psychophysik keine selbständige Wissenschaft. Allgemeiner Zweck psychischer Messungen.

Als G. Th. FECHNER zum erstenmal die »Psychophysik« als ein zwischen der physikalischen und der psychologischen Betrachtung mitten inne stehendes Zwischengebiet behandelte, das darum beide in seinem Namen vereinigen sollte, machte sich unvermeidlich das Vorrecht der Physik als der älteren und ausgebildeteren Disziplin geltend. Indem daher FECHNER ohne dem an sich gleichwertigen Begriff des der objektiven Erscheinungswelt zugeordneten subjektiven Zeichens nähere Aufmerksamkeit zu schenken, von beiden Wechselbeziehungen nur auf die vom physischen Vorgang zum psychischen Erlebnis gerichtete näher einging, und indem er hier wiederum das Problem auf den einfachsten Fall, den der Empfindung, einschränkte, wurde von ihm die »Psychophysik« zwar im weitesten Sinne als eine Lehre von dem Verhältnis zwischen Körper und Seele definiert, tatsächlich aber auf die Beziehung zwischen Reiz und Empfindung und, da unter allen Eigenschaften der Empfindung wieder die Intensität das gleichförmigste Verhalten bietet, auf das Verhältnis der Reizstärke zur Empfindungsstärke eingeschränkt[1]. Diese Aufgabe war nun einfach und eindeutig genug, um sie fernerhin auch losgelöst von den metaphysischen Ideen, aus denen sie entsprungen war, in Angriff nehmen zu können. Dazu bot die mathematische Betrachtung, da sie es gestattet, beliebige in Relation stehende Größen in eine funktionelle Beziehung zu bringen, selbst wenn die Größen an sich unvergleichbar sind, die in ähnlichen Fällen bei physikalischen Beobachtungen erprobten Methoden. So entstanden unter Benutzung der bis dahin von der Physik und der Sinnesphysiologie gesammelten Tatsachen, die sogenannten »psychophysischen Maßmethoden«. Sie zerfielen naturgemäß in eine experimentelle und in

[1] Man vergleiche hierzu die verschiedenen allgemeineren und spezielleren Begriffsbestimmungen der Psychophysik bei FECHNER, Elemente der Psychophysik, 1860, I, S. 8 ff., 45 ff.

eine mathematische Aufgabe. Die erstere bestand darin, zu einer physikalisch genau abgemessenen Reihe von Reizstärken 1, 2, 3, 4 . . . die zugehörige Reihe von Empfindungen *a*, *b*, *c*, *d* . . . zu finden, wobei es eventuell ganz dahingestellt bleiben konnte, ob es Eigenschaften der Empfindungen überhaupt gebe, die als deren Intensitäten bezeichnet werden dürfen. Es genügte vorauszusetzen, daß *a*, *b*, *c*, *d* . . . durch irgend welche Merkmale unterschieden seien[1]. Die mathematische Aufgabe bestand aber nach dieser psychophysischen Auffassung des Problems darin, in jedem einzelnen Fall eine möglichst exakte Zuordnung psychischer Werte zu physischen Werten zu finden und daher alle Unregelmäßigkeiten in derselben Weise, wie es die physikalische Beobachtungskunst tut, zu eliminieren. In diesem Sinne pflegt man noch gegenwärtig, ganz wie bei physikalischen Beobachtungen, alle solche durch wechselnde psychische Bedingungen entstandenen Abweichungen als »Fehler« zu betrachten, um deren Herkunft und Bedeutung man sich höchstens insoweit zu kümmern habe, als dies zu deren Beseitigung erforderlich sei.

Nun ist bei dieser Auffassung der Psychophysik in der hier angedeuteten Richtung eine doppelte Voraussetzung möglich. Entweder kann man annehmen, jene sei ein von der Psychologie grundsätzlich zu trennendes Gebiet. Oder man kann die Aufgabe einer exakten Psychologie in dem Sinne einschränken, daß sie es lediglich mit der Zuordnung der Bewußtseinserscheinungen zu den ihnen entsprechenden physischen Reizen zu tun habe. Das erstere tat FECHNER, veranlaßt durch die metaphysische Stellung, die er der Psychophysik zuwies. Die zweite Auffassung wurde nahe gelegt, sobald man die Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung als rein empirische Gesetzmäßigkeiten behandelte. Dann verband sich aber auch dieses Prinzip der äußeren Zuordnung der Reizwerte zu bestimmten Empfindungswerten nicht selten mit der Annahme, der nach seinen physikalischen Eigenschaften bekannte Reiz sei nicht nur, wie FECHNER es ausgedrückt hatte, der Maßstab, an dem die Empfindung gemessen werde, sondern diese sei im physiologischen Sinne eine Funktion des Reizes. Doch keine dieser Auffassungen des »psychophysischen Problems« läßt sich im Hinblick auf die tatsächlichen Wechselbeziehungen der Gebiete, zwischen denen die Psycho-

[1] Der Gedanke, die sogenannten Empfindungsintensitäten seien vielleicht als bloße Qualitätsunterschiede aufzufassen, ist schon von J. VON KRIES ausgesprochen worden (Vierteljahrsschr. für wiss. Philosophie, Bd. 6, S. 257 ff.). Das Prinzip, daß es bei der Zuordnung der Empfindungsreihe und der Reizreihe vom Standpunkt dieser »psychophysischen Betrachtung« aus überhaupt nur auf irgend welche Merkmale der Empfindungen ankomme, ist dann besonders von G. F. LIPPS betont worden (Archiv für Psychologie, Bd. 3, 1904, S. 177).

physik eine Brücke schlagen möchte, aufrecht erhalten. Keine von ihnen trägt dem Verhältnis Rechnung, in dem das subjektive »Zeichensystem« in seiner physikalischen und das objektive »Reizsystem« in seiner psychologischen Verwendung tatsächlich zu einander stehen; und beide widersprechen den allgemeinen Bedingungen, unter denen eine Größenvergleichung überhaupt möglich ist. Der Reiz ist kein Maßstab, der nach FECHNERs Vergleich an die Empfindung, wie eine Elle an das abzumessende Stück Leinwand, angelegt werden könnte, um ihre Intensität zu messen, sondern, wie der Reiz selbst nur mit einer andern physischen Größe von gleicher Beschaffenheit, so kann auch die Empfindung immer nur mit einer andern Empfindung verglichen und an ihr gemessen werden. Darum kann man nun aber auch dieser Voraussetzung nicht dadurch entgehen, daß man die Zuordnung einer Reizreihe zu einer Empfindungsreihe wie eine willkürliche mathematische Funktionsbeziehung behandelt, die dahingestellt läßt, wie die Empfindungsreihe mit der zugehörigen Reizreihe zusammenhänge. Denn auch dann abstrahiert man von einer psychologischen Tatsache, von der nicht abstrahiert werden darf, weil sie die Bedingung ist, unter der überhaupt erst diese Zuordnungen von Reizen zu Empfindungen zustande kommen. Diese Tatsache besteht eben darin, daß alle Bewußtseinsinhalte neben ihren qualitativen zugleich quantitative Eigenschaften besitzen und daher nach den ihnen selbst zukommenden Größenwerten miteinander vergleichbar und unter geeigneten Bedingungen aneinander meßbar sind. Nur daraus, daß uns bestimmte psychische Inhalte unmittelbar als Größen gegeben sind, ist daher die Aufgabe entstanden, Reizwerte und psychische Werte einander zuzuordnen, und diese Zuordnung ist daher keine willkürliche, sondern sie hat sich nach den unmittelbar in unserer subjektiven Wahrnehmung gegebenen Größenbeziehungen zu richten. Setzt demnach die quantitative Zuordnung Maßbeziehungen auf beiden Seiten, auf der psychischen so gut wie auf der physischen voraus, so gilt damit auch wiederum für beide das Prinzip, daß nur gleichartige Größen vergleichbar, also Empfindungen nur an Empfindungen und Reize an Reizen meßbar sind; und das gleiche gilt für alle andern psychischen Inhalte. Wie wir aber Empfindungen benützen, um aus ihren Veränderungen auf die entsprechenden Veränderungen objektiver Vorgänge zurückzuschließen, ebenso dienen uns umgekehrt die objektiven Reize als Hilfsmittel, um psychische Vorgänge willkürlich hervorzubringen oder abzuändern. Der psychologische Zweck kann darum im letzteren Fall nur in der Ermittelung der Beziehungen bestehen, welche die psychischen Ercheinungen zu einander darbieten. Die äußere Zuordnung zu den entsprechenden Reizen kann hierbei immerhin für psychologische wie für physikalische Zwecke

praktische Dienste leisten, die entscheidende Bedeutung ist jedoch bei der psychologischen Zuordnung eine durchaus analoge wie bei der physikalischen Zuordnung der Empfindungen als subjektiver Zeichen zu den objektiven Vorgängen. So wenig uns z. B. bei der Photometrie die Lichtempfindungen anders interessieren, als insofern sie Hilfsmittel für die Messung der objektiven Lichtstärken sind, gerade so wenig haben für psychologische Zwecke die objektiven Reize einen andern Wert als den, daß sie eine willkürliche Variation der Empfindungen möglich machen.

Dieser Charakter der sogenannten psychophysischen Messungen tritt natürlich um so klarer hervor, je komplexer die Probleme sind, um die es sich handelt; er fehlt aber schon in den einfachsten Fällen nicht. So pflegt man nach einer Methode, die ihrem Prinzip nach die einfachste aller psychischen Maßmethoden ist, zwei nach ihrer Intensität gleiche Empfindungen herzustellen, indem man durch irgend einen Reiz eine erste Empfindung hervorbringt und dann einen zweiten gleichartigen Reiz von irgend einem Ausgangspunkt aus so lange abstuft, bis er eine an Intensität gleiche Empfindung erzeugt. Daß ein solcher Versuch nur möglich ist, weil die Empfindungen überhaupt vergleichbare Größen sind, und daß dabei die eine Empfindung an der andern und nicht etwa am Reize gemessen wird, ist augenfällig. Wenn man ferner diesen Versuch mehrfach wiederholt, so stellt sich heraus, daß, falls der eine Reiz konstant erhalten wird, der zweite, bis zur Gleichheit der Empfindungen abgestufte keineswegs gleichfalls konstant ist, sondern Abweichungen von wechselnder Größe zeigt. Man pflegt daher anzunehmen, hier vor allem trete der Reiz in seine Rolle als Maßstab der Empfindungen ein, da solchen Vergleichungsversuchen ein psychologischer Wert nur abzugewinnen sei, wenn man jene Schwankungen um die konstante Reizgröße benützte, um das Maß der Sicherheit oder Unsicherheit einer solchen Messung zu bestimmen. Dennoch kann auch hier die psychologische Bedeutung der Versuche nur darin bestehen, daß man ein Maß für die Fähigkeit unseres Bewußtseins zu gewinnen sucht, Empfindungen als gleich zu erkennen. Man setzt also von vornherein voraus, wegen der beschränkten Fähigkeit unserer Aufmerksamkeit könne an und für sich die Empfindung um irgend einen Betrag hin- und herschwanken, ehe wir die Abweichung von der Gleichheit wahrnehmen, und man benutzt nun diese Variation des Reizes gerade so, um diese Breite untermerklicher Empfindungsänderungen zu bestimmen, wie man die Abstufung des Reizes benutzt hat, um eine Empfindung einer andern, gegebenen gleich zu machen. Stillschweigend setzen wir dabei voraus, eine Abweichung der einzelnen Schätzungen voneinander würde nicht stattfinden können, wenn alle Faktoren, die den Zustand des Bewußtseins und insbesondere den

Grad der Aufmerksamkeit bedingen, völlig konstant bleiben würden. Unter dieser Voraussetzung können aber, sofern man mit zureichender Sicherheit annehmen darf, daß die sonstigen Bewußtseinsfaktoren unverändert bleiben, offenbar die Schwankungen der einzelnen Vergleichungsversuche direkt als ein Maß für die Schwankungen der Aufmerksamkeit selbst dienen. Wiederum bilden also hier die Variationen des Reizes nur das äußere Hilfsmittel; und das Material, das wir unmittelbar zur Untersuchung jener psychischen Funktion verwenden, sind nicht die Reize, sondern die mit ihrer Hilfe erzeugten Empfindungen. Ähnlich verhält es sich bei den verwickelteren psychischen Funktionen, die wir etwa mittels der Eindrucksmethode in ihren Eigenschaften und Verlaufsformen untersuchen. Gesetzt z. B., es handle sich darum festzustellen, wie sich die Vorstellung einer Zeitstrecke ändert, wenn zwischen ihrem unmittelbaren Erleben und ihrer Wiedererinnerung eine kürzere oder längere Zeit verfließt, so können wir nach einem ersten Intervall zwischen zwei Taktschlägen, die wir die Normalzeit nennen wollen, nach einer bestimmten Zwischenzeit als Vergleichszeit ein zweites Intervall herstellen, das wir so lange variieren, bis es nach unserer subjektiven Schätzung der Normalzeit gleich erscheint. Dann ergeben sich in einer Reihe einzelner Versuche wiederum hin- und hergehende Schwankungen, die wir, sofern sie nach beiden Richtungen gleich groß sind, abermals den Schwankungen der Aufmerksamkeit zuschreiben können. Außerdem zeigt sich jedoch eine konstante, immer im gleichen Sinne gerichtete Abweichung der Vergleichsstrecke von der Normalstrecke. Offenbar hat nun auch sie einen bestimmten psychologischen Wert: sie bedeutet, daß sich eine Zeitvorstellung bei der Wiedererinnerung in konstanter Richtung verändert. Auch hier ist es demnach der Bewußtseinsinhalt selbst, auf den sich die Maßbestimmung bezieht. Die objektive Herstellung und Abstufung der Taktintervalle soll nur die Zeitvorstellungen erzeugen, die aneinander gemessen werden.

c. Variable und konstante Abweichungen der physikalischen und psychologischen Maßbestimmungen.

Die Eigenart der psychischen Größenbestimmung beschränkt sich nun aber nicht darauf, daß bei ihr psychische Inhalte an andern psychischen Inhalten gemessen und dazu äußere Reize als Hilfsmittel zur Erzeugung psychischer Vorgänge benutzt werden, sondern der psychologische Zweck findet nicht minder in der Art der Verwertung der gewonnenen Resultate seinen Ausdruck. Der Unterschied gegenüber der Verwertung physikalischer Messungsresultate tritt hier besonders in solchen Fällen hervor,

wo sich beide äußerlich zu gleichen scheinen, weil die physikalische Messung bestimmte Empfindungen als »Zeichen« objektiver Größen verwendet, während die psychische Messung hinwiederum eben diese objektiven Größen als »Reize« anwendet, um durch ihre Variation Empfindungsänderungen hervorzubringen. So gehen noch gegenwärtig manche Methoden der subjektiven Messung physikalischer Lichtstärken auf die Einstellung zweier Lichtempfindungen auf den Punkt der Gleichheit zurück. Um aus solchen Versuchen hinreichend zuverlässige physikalische Ergebnisse zu gewinnen, müssen nun alle die psychologischen Einflüsse eliminiert werden, die infolge der Eigenschaften unserer Empfindungen und der Funktionen der Aufmerksamkeit Abweichungen verursachen. Diese Abweichungen nennt daher der Physiker »Beobachtungsfehler«, und die physikalische Beobachtungskunst hat zum Zweck der Elimination derselben Methoden ausgebildet, die geflissentlich von ihrer Natur ganz abstrahieren, um sie lediglich nach den Wirkungen, die sie ausüben, zu unterscheiden. Demnach nennt man »variable Fehler« solche, die nach jeder Richtung in gleicher Größe von dem aus vielen Messungen zu gewinnenden Mittelwert abweichen, und die daher durch die Sammlung einer hinreichend großen Zahl von Beobachtungen ohne weiteres eliminierbar sind; »konstante Fehler« dagegen solche, die in einer bestimmten Richtung von dem richtigen Wert abweichen und darum nicht durch die Mittelwerte, wohl aber unter günstigen Bedingungen dadurch eliminiert werden können, daß man die Beobachtungen in verschiedenen Versuchsgruppen unter abgeänderten äußeren Umständen ausführt, wobei die konstanten Abweichungen in den verschiedenen Gruppen möglichst in entgegengesetzter Richtung erfolgen. Während die variabeln Fehler ohne Zweifel sämtlich psychologischen Ursprungs sind, können die konstanten sowohl äußere physikalische wie physiologische wie endlich ebenfalls psychologische Ursachen haben. Im letzteren Fall sind es dann hauptsächlich die Verhältnisse der räumlichen und zeitlichen Verteilung der Eindrücke sowie die Einflüsse der Wiedererinnerung, die solche konstante Abweichungen veranlassen. Während nun die physikalische Beobachtung die physikalisch und physiologisch bedingten konstanten Fehler, da sie in ihr eigenstes Gebiet objektiver Beobachtung fallen, wo möglich direkt durch Beseitigung ihrer Quellen, z. B. durch Verbesserung der Maßstäbe, optische Korrektion des Auges u. dergl., aufzuheben sucht, enthält sie sich auch hier geflissentlich jeder näheren Untersuchung der psychologisch bedingten konstanten Fehler. Vielmehr begnügt sie sich damit, diese wo möglich durch Vertauschung der Raum- und Zeitlage oder durch den sonstigen Wechsel der äußeren Bedingungen zu eliminieren.

Hier überall kehrt sich für die psychologische Betrachtung dieses

Verhältnis um. Die Einflüsse, die die physikalische Beobachtung als störende Fehler zu beseitigen sucht, sie sind selbst Objekte psychologischer Untersuchung; und umgekehrt, die von allen variabeln und konstanten Fehlern befreiten Mittelwerte besitzen für die Psychologie höchstens insofern eine Bedeutung, als sich nach ihnen die Untersuchung der psychologisch bedingten Abweichungen orientieren kann. Was für den Physiker ein nicht näher zu untersuchendes störendes Moment ist, das wird also für den Psychologen zur Hauptsache; und was für den Physiker die Hauptsache, der endgültige Mittelwert, das ist für den Psychologen zumeist nur ein nebensächliches Orientierungsmittel. In der psychologischen Verwendung jener physikalischen Methoden der Fehlerelimination von »Fehlern« zu reden, ist daher streng genommen selbst ein Fehler: der physikalische Beobachtungsfehler ist vielmehr, psychologisch betrachtet, eine Abweichung von irgend einem mittleren Verhalten, deren individuelle psychologische Bedingungen das eigentliche Objekt der Untersuchung bilden. Wird z. B. die Abstufung einer Lichtempfindung bis zur Gleichheit mit einer anderen nicht zum Zweck einer objektiven Messung von Lichtstärken, sondern in psychologischer Absicht vorgenommen, so können die Abweichungen der einzelnen Messungen, insoweit sie gleichmäßig nach beiden Seiten gerichtet sind, benützt werden, um Aufschluß über die Schwankungen der Aufmerksamkeit zu gewinnen, die hier ihren direkten Ausdruck in der Kurve finden werden, in der sich die einzelnen Abweichungen nach ihrer Häufigkeit ordnen lassen. Ist das aus einer solchen Kurve berechnete »Präzisionsmaß« im physikalischen Sinne ein Ausdruck für die Exaktheit der Beobachtung, so kann es im psychologischen Sinne ein solches für die Einstellung der Aufmerksamkeit sein, während umgekehrt die Streuung der um einen bestimmten Mittelwert liegenden Schätzungen ein Maß für den Umfang abgeben kann, über den sich die Schwankungen der Aufmerksamkeit erstrecken, und endlich die Form einer solchen Streuungskurve auf die besonderen psychologischen Bedingungen hinweist, denen die Aufmerksamkeit unterworfen ist.

Wie mit den variabeln, so verhält es sich nun aber auch mit den sogenannten konstanten Fehlern: psychologisch werden sie zu Abweichungen von irgend einem Ausgangswert, deren Untersuchung selbst ein psychologisches Problem ist, und die in ihren Bedingungen planmäßig variiert werden müssen, um diese Bedingungen zu ermitteln, nicht um sie zu eliminieren. So kann man z. B. Zeitstrecken vergleichen, indem man einer bestimmten Normalzeit eine Vergleichszeit durch allmähliche Abstufung derselben gleich zu machen sucht. Dabei zeigt sich dann eine regelmäßige Abweichung, die sich mit der Vergrößerung des zwischen beiden Zeitstrecken gelegenen Intervalls in dem Sinne verändert, daß die

relative Größe der Vergleichszeit bis zu einer gewissen Grenze stetig vermindert wird, daß somit eine Zeitvorstellung bei ihrer Reproduktion im Verhältnis zu der ursprünglichen Zeitvorstellung immer mehr abnimmt. Wollte man diese Abweichungen als konstante Fehler behandeln, so stünde natürlich nichts im Wege, nach dem Muster der physikalischen Fehlerelimination die Zeitlage von Normal- und Vergleichszeit in verschiedenen Versuchsgruppen zu wechseln und so die Abweichungen auszugleichen. Damit würde aber natürlich auch das psychologische Problem selbst samt der Antwort, die es in den Versuchen gefunden hat, beseitigt sein.

Wenn trotzdem die sogenannten »psychophysischen Maßmethoden« den Begriff des Beobachtungsfehlers durchgängig im Sinne der physikalischen Methoden der Fehlerelimination festgehalten haben, so beruht eine solche Verkennung der wahren psychologischen Aufgaben zum Teil vielleicht darauf, daß man nun einmal jene Methoden in fertiger Ausbildung in der Naturwissenschaft vorfand. Mehr noch entsprang sie aber daraus, daß man die Aufgaben der sogenannten Psychophysik überhaupt im Sinne einer äußeren Zuordnung zwischen Empfindung und Reiz auffaßte, bei der dann zugleich der Reiz als ein Maß der Empfindung selbst betrachtet wurde. Von diesem spezifisch psychophysischen Standpunkt aus hielt man es daher für geboten, alle irgendwie durch psychologische Einflüsse der Aufmerksamkeit, der Assoziations- und Reproduktionsprozesse bedingten Abweichungen ebenso als Fehler zu eliminieren, wie es der Physiker tut, wenn er die Empfindungen als bloße Zeichen zur Bestimmung physikalischer Werte verwendet. Nur hat man freilich mit einer solchen Elimination der psychisch bedingten Fehler selbstverständlich auch die Psychologie selbst eliminiert. Indem diese den unmittelbaren Erfahrungsinhalt des Bewußtseins zu beschreiben und in den wechselseitigen Beziehungen seiner Bestandteile zu interpretieren hat, ist ihr Interesse überall zunächst der konkreten Einzelerscheinung zugewandt, und quantitative Konstantenbestimmungen von allgemeingültigem Charakter, wie sie das letzte Ziel physikalischer Maßmethoden zu sein pflegen, spielen in ihr keine nennenswerte Rolle. Auch wo tatsächlich einmal eine Elimination bestimmter psychologischer Einflüsse in Frage kommt, da geschieht dies darum nur zu dem Zweck einer planmäßigen Sonderung der einzelnen Aufgaben, nicht um die psychischen Einflüsse überhaupt zu beseitigen.

d. Die Formen psychischer Größen.

Wie die Gesichtspunkte eigenartige sind, mit denen die Psychologie den quantitativen Aufgaben gegenübertritt, so hat auch der Begriff

der psychischen Größe selbst seine spezifische Bedeutung. Sie hängt auf das engste mit jenem Charakter unmittelbarer Wirklichkeit der untersuchten Bewußtseinsinhalte zusammen, der diese von den objektiven Größenbegriffen der Physik unterscheidet. Führen in der letzteren alle Größenbestimmungen schließlich auf die Messung von Raum- und Zeitgrößen zurück, von denen die letzteren selbst wieder unter der Voraussetzung einer festen Gesetzmäßigkeit der Naturerscheinungen räumlichen Maßen unterworfen werden, so umfaßt der psychologische Größenbegriff alles, was in unserer Auffassung der Bewußtseinsinhalte überhaupt quantitativ veränderlich ist, das heißt also, da es keinen Inhalt gibt, der hiervon auszunehmen wäre, alle Arten psychischer Erlebnisse. Er umfaßt einerseits Größenbestimmungen, die allen psychischen Inhalten zukommen, und anderseits solche, die gewissen Inhalten eigentümlich sind. Dabei bringt es der die Gesamtheit der Bewußtseinsinhalte umfassende Umfang des Psychischen mit sich, daß jene Größen, welche die Grundlagen der physikalischen Messung abgeben, unter einem andern Gesichtspunkt, nämlich dem der subjektiven Vorstellung, sich auf psychologischer Seite in unseren Raum- und Zeitvorstellungen sowie in deren Verbindungen zu Bewegungsvorstellungen wiederfinden. Zugleich waltet dann hier das eigentümliche Verhältnis ob, daß eben diese letzten Grundlagen physischer Größenbegriffe, die Raum- und Zeitvorstellungen, in ihren psychologischen Formen auf einzelne Bewußtseinsinhalte beschränkt sind, während jenen Größenbestimmungen des Geschehens, die jedem psychischen Inhalt zukommen, zugleich insofern einen spezifisch psychologischen Charakter besitzen, als sie auf physikalischer Seite überall nur als Zeichen verwendet werden, aus denen man auf gewisse objektive Bedingungen zurückschließt, denen die räumlich-zeitlichen Eigenschaften der Naturerscheinungen unterworfen sind. So führen insbesondere die physikalischen Begriffe der Kraft, der Masse und der Energie auf den psychologischen der Intensität zurück, daher denn auch das Wort »Intensität« selbst nicht selten direkt im physikalischen Sinne in Ausdrücken wie Intensität der Schwere, des Lichts, des Magnetismus verwendet wird. Geht man jedoch der physikalischen Bedeutung solcher Ausdrücke nach, so zeigt sich, daß sie sämtlich auf Bewegungserscheinungen und ihre unter bestimmten Bedingungen eintretenden Modifikationen zurückgehen, wie denn vor allem der Begriff der Kraft, von dem diese Übertragung der Intensität vom psychischen auf das physische Gebiet ausgegangen ist, objektiv vollständig als Beschleunigung einer Masse definiert werden kann. Ihre eigentliche Heimat hat daher die Intensität auf psychologischem Gebiet, wo sie eine allen Bewußtseinsinhalten zukommende Eigenschaft bezeichnet, die dann aus demjenigen dieser Inhalte, der am

häufigsten als subjektives Zeichen objektiver Vorgänge Verwendung findet, aus der Empfindung, auf physikalische Phänomene im Sinne einer begrifflichen Abbreviatur übertragen wurde. Psychologisch ordnet sich aber die Intensität einem weiteren Begriff unter, der die sämtlichen Größenbestimmungen des Psychischen als deren allgemeinste umfaßt: dem des *Grades*. Auch er ist, ähnlich der Intensität, auf das physikalische Gebiet übertragen worden. Nach seiner ursprünglichen Bedeutung ist er aber der psychische Größenbegriff allgemeinsten Umfangs, dessen sämtliche Unterformen man daher auch als *intensive Größen* zusammenfaßt. Ihnen gegenüber sind dann die *extensiven* Größen, Raum, Zeit und Bewegung, die nämlichen, die innerhalb der psychologischen Größenbegriffe eine Sonderstellung einnehmen, weil sie nur bestimmten Bewußtseinsinhalten, den räumlichen und zeitlichen Vorstellungen, eigen sind. Sie bilden im Hinblick auf die ihnen korrespondierenden Objekte eine Klasse von Zeichen, die wir außerdem als *Bilder* der Objekte und objektiven Vorgänge auffassen, weil sie nicht bloß, wie die verschiedenen Gradbegriffe, als *mittelbare*, sondern als *unmittelbare* Zeichen des objektiven Seins und Geschehens betrachtet werden. Bei der begrifflichen Feststellung des objektiven Geschehens ist daher zwar eine Elimination der bloß in dem Subjekt begründeten Eigenschaften dieser Vorstellungen, aber keine Digression auf ein anderes Begriffsgebiet erforderlich.

Hiernach lassen sich folgende Formen des *Grades* oder der *intensiven psychischen Größe* unterscheiden:

1) Die *Intensität* oder der *Stärkegrad*. In irgend einem Stärkegrad muß jeder Bewußtseinsinhalt gegeben sein. Eine eindeutig angebbare Größe bildet aber die Intensität im allgemeinen nur bei den *psychischen Elementen*, den Empfindungen und einfachen Gefühlen (vgl. oben S. 409). Zusammengesetzte Gebilde, Vorstellungen, Affekte usw. können, da sie aus einer Mehrheit von Empfindungen und Gefühlen bestehen, in jedem der Elemente, in die sie zerlegbar sind, eine verschiedene Intensität besitzen. Eine räumliche Vorstellung z. B. zeigt fast niemals in allen ihren Teilen die gleiche Stärke des Sinneseindrucks. Ebenso können die Inhalte einer Zeitvorstellung sehr mannigfach an Stärke wechseln; die Gefühle, aus denen sich ein Affekt zusammensetzt, sind nicht nur während des Affektverlaufs veränderlich, sondern sie sind in der Regel auch in einem und demselben Moment aus Gefühlselementen von sehr verschiedener Stärke zusammengesetzt. Diese Eigenschaft, daß sie in bestimmt definierbarer Weise nur den einfachen Elementen des Seelenlebens zukommt, teilt übrigens die Intensität in gewissem Grade mit allen andern intensiven psychischen Größen, und es bildet dies

zugleich einen charakteristischen Unterschied von den extensiven, die sich insofern umgekehrt verhalten, als ihre Größeneigenschaften, ebenso wie die Maßbestimmungen, denen sie unterworfen werden können, selbst erst aus der Zusammensetzung resultieren. Da aber diese Beschränkung der eindeutig bestimmbaren Größeneigenschaften auf die Elemente immerhin am deutlichsten bei der Intensität hervortritt, so bildet sie zugleich das am leichtesten der Größenbestimmung zugängliche Objekt. Dies gilt vor allem von der Intensität der Empfindungen, weil bei diesen eine relative Isolierung der Elemente durch Abstraktion von andern Bewußtseinsinhalten am leichtesten möglich ist, während sie außerdem ohne Schwierigkeit durch äußere Sinnesreize willkürlich hervorgerufen und variiert werden können. Beides trifft bei den Gefühlselementen nicht zu, wo diese Bedingungen selbst wieder eng zusammenhängen. Denn das einzelne Gefühlselement ist eben deshalb so schwer von andern, mit denen es verbunden ist, isolierbar, weil uns nur verhältnismäßig unvollkommene Mittel zu Gebote stehen, um nach Willkür Gefühle zu erzeugen und zu verändern.

2) Der Qualitätsgrad. Er gründet sich auf die Eigenschaft eines jeden Bewußtseinsinhaltes, einer Reihe oder mehreren Reihen von Qualitäten sich einzuordnen, in denen ihm eine bestimmte Stellung zugewiesen werden kann, die, sobald man irgend ein willkürliches oder durch die Eigenschaften der Inhalte selbst vorgeschriebenes Maßsystem einführt, quantitativ bestimmt ist. Auch dies ist nun im allgemeinen aus denselben Gründen wie bei der Intensität nur bei den einfachen Qualitäten, also den Empfindungs- und Gefühlselementen, ausführbar. Naheliegende Beispiele bilden hier die Abstufungen der Tonhöhen, der farblosen Lichtqualitäten von Schwarz bis Weiß oder auch der Abstufungen der reinen Farben in ihrem Übergang ineinander sowie der Übergänge einer Farbe in das Farblose durch die stetige Reihe der Sättigungsstufen usw. In diesem Fall hat die Anwendung des Größenbegriffs auf die Empfindungen zunächst darin ihren Ausdruck gefunden, daß man die Qualitäten in ihrem stetigen Übergang ineinander geometrisch anordnete, z. B. die Tonqualitäten in einer geraden Linie, die sämtlichen Lichtqualitäten in einem dreidimensionalen Gebilde (vgl. unten Kap. X). Die ähnliche Größenbetrachtung läßt sich dann auch auf die Gefühlselemente anwenden, wo sie freilich aus ähnlichen Gründen wie die Intensitätsmessung größeren Schwierigkeiten begegnet. Immerhin sind die letzteren nicht prinzipieller Art, da schon in dem Umstand, daß die Empfindungen wie die Gefühle nach unserer unmittelbaren Wahrnehmung stetige Mannigfaltigkeiten bilden, innerhalb deren jedes Element qualitativ wie intensiv veränderlich ist, eine solche Größenbeziehung enthalten ist. Auch steht

dieser nicht im Wege, daß Intensitätsänderungen in vielen Fällen zugleich mit Qualitätsänderungen verbunden sind, wie das Beispiel der Lichtempfindungen zeigt, wo z. B. der Übergang von Weiß in Schwarz stets unter gleichzeitiger Verminderung der Intensität stattfindet. Wo eine solche Beziehung vorliegt, da ist eben jede der beiden Änderungen für sich dem Größensystem, zu dem sie gehört, einzuordnen.

3) Der Klarheitsgrad oder die Schärfe der Auffassung psychischer Inhalte. Diese dritte Größe, die nicht minder wie die obigen jedem Inhalte zukommt, ist in höherem Grade als jene von allgemeinen Bedingungen des Bewußtseinszustandses abhängig, die wir nach ihrer subjektiven Seite, insofern sie sich nämlich durch eigentümliche Gefühle kundgeben, als Aufmerksamkeit, nach ihrer objektiven Seite, nach der sie sich in der Auffassung eines Inhalts oder, wie man das nämliche ausdrücken kann, in der Erhebung desselben zu größerer Klarheit ausspricht, als Apperzeption bezeichnen. Die Klarheitsgrade und die Apperzeptionsgrade sind in diesem Sinne zusammengehörige Begriffe, von denen sich der erste auf die Veränderung eines einzelnen Bewußtseinsinhalts, der zweite auf die dieser Veränderung zugrunde liegende, in bestimmten Gefühlen sich äußernde psychische Tätigkeit bezieht. Im übrigen kann natürlich ein Klarheitsgrad ebensowenig wie eine Intensität oder ein Qualitätsgrad definiert, sondern es kann nur auf ihn als auf eine unmittelbar wahrgenommene und selbständig veränderliche Eigenschaft der psychischen Inhalte hingewiesen werden. So tritt diese Eigenschaft der stetig veränderlichen Klarheit psychischer Inhalte zu der Intensität und Qualität derselben als eine dritte Dimension hinzu. Wie eine Empfindung bei gleich bleibender Qualität in ihrer Intensität konstant bleiben oder umgekehrt bei konstanter Intensität qualitativ wechseln kann, so läßt sie bei derselben intensiven und qualitativen Beschaffenheit je nach dem Zustand der Aufmerksamkeit sehr verschiedene Klarheitsgrade zu. Freilich ist aber auch diese Selbständigkeit eine begrenzte, da namentlich die Intensität, in einem gewissen Umfange aber auch die Qualität, auf die Apperzeption einen Einfluß ausübt. So kann z. B. eine schwache Empfindung klarer sein als eine stärkere; aber die Verstärkung oder unter Umständen die Qualitätsänderung kann bewirken, daß sie klarer apperzipiert wird. Endlich gilt auch für die Klarheitsgrade, daß sie einen eindeutigen Wert nur in bezug auf einfache psychische Inhalte besitzen, während zusammengesetzte Gebilde in ihren verschiedenen Teilen von abweichendem Klarheitsgrad sein können.

4) Zu den genannten drei allgemeinen Größendimensionen der psychischen Inhalte kommen nun die extensiven Größen der Raum- und Zeitvorstellungen als weitere Bestandteile des Bewußtseins, deren jeder

einen spezifischen Größenbegriff repräsentiert, der an den oben erwähnten wechselseitigen Beeinflussungen der intensiven Größen nicht teilnimmt, so daß ihm nur diejenigen Eigenschaften mit diesen gemeinsam bleiben, die ihm als einer stetigen psychischen Größe zukommen. Als solche sind insbesondere die extensiven wie die intensiven Größen der Anwendung des Zahlbegriffs in seiner Ausdehnung auf stetige Größen unterworfen. Dagegen ist dieses Hilfsmittel aller Größenmessung, die Zahl selbst, keine unserer unmittelbaren Erfahrung angehörende psychische Größe; denn sie ist von Anfang an ein Produkt abstrakter Begriffsbildung, das als solches niemals die anschaulichen Eigenschaften eines Bewußtseinsinhaltes besitzen kann. Ursprünglich aus der sukzessiven Apperzeption verschiedener Inhalte entstanden, ist die Zahl das gemeinsame Messungsmittel jeder möglichen Art quantitativ veränderlicher Eigenschaften. Damit sie ein solches sei, muß sie aber ein Begriff sein, der außerhalb der direkt zu messenden Größen selbst steht. Hier ist daher zugleich der Punkt, wo physische und psychische Größenmessung sich berühren, da beide, so verschieden ihr Zweck sein mag, doch schließlich auf die Zahl als das allgemeine Maß aller Größen angewiesen sind.

Unter den oben erwähnten psychischen Größen bietet, wie bereits bemerkt, die Intensität und zwar speziell in der Form der Intensität der Empfindung die günstigsten Bedingungen für die Untersuchung der allgemeinen Eigenschaften psychischer Größen und der Prinzipien, denen infolge dieser Eigenschaften ihre Messung unterworfen ist. Denn einerseits hat die willkürliche und planmäßige Variation der Stärke der Empfindungen verhältnismäßig geringere Schwierigkeiten, als sie bei den meisten der andern, namentlich der im weiteren Sinne intensiven Größen von allgemeingültiger psychologischer Bedeutung sich finden, und anderseits ist das Verhalten der Intensität ein sehr viel gleichförmigeres als insbesondere das des Qualitätsgrades, der weit mehr durch die spezifischen Eigentümlichkeiten der einzelnen Sinnesgebiete bestimmt wird. Die dritte der allgemeinen Gradformen, der Klarheitsgrad der psychischen Inhalte, ist aber auf die Maßbestimmungen sowohl der Intensität wie der Qualität von so großem Einfluß, daß er bei jeder andern Größe eben als ein solcher abändernder Faktor mit in Rechnung gezogen werden muß. Dies hat seinen naheliegenden Grund darin, daß in der relativen Klarheit der Grad der Aufmerksamkeit auf einen gegebenen psychischen Inhalt zum Ausdruck kommt, und daß selbstverständlich ohne diese keinerlei Größenbestimmung möglich ist. Die folgenden allgemeinen Betrachtungen über psychische Größenmessung werden daher das Problem zunächst in seiner allgemeineren, über alle Arten psychischer Größen sich erstreckenden Bedeutung behandeln, dabei aber doch vorzugsweise der Empfindungsstärke

die erforderlichen Beispiele entnehmen. Wo die andern, erst in den folgenden Kapiteln zu behandelnden Größenbegriffe Besonderheiten bieten, die daneben von allgemeinerer Bedeutung sind, da wird es freilich nicht ganz zu vermeiden sein, späteren Aufgaben vorzugreifen. Immerhin soll dies hier nur insoweit geschehen, als es für die allgemeineren Fragen der Größenmessung nützlich scheint. Das Ähnliche wird endlich noch in einer andern Beziehung unvermeidlich sein. Auf die große Bedeutung der Aufmerksamkeit für alle Größenbestimmungen wurde oben schon mehrfach hingewiesen. Ist doch der Apperzeptions- oder Klarheitsgrad einer psychischen Größe nicht nur selbst eine intensive Größe spezifischer Art, sondern auch eine wesentliche Bedingung jeder andern Größenbestimmung. Diesen Einfluß der Apperzeption aus dem psychischen Maßprinzip ausschalten oder ihn lediglich als ein störendes Moment behandeln, heißt also einen wichtigen, vielleicht den wichtigsten Teil des Problems psychischer Größenbestimmung überhaupt ausschalten. Auch hier muß es jedoch genügen, ohne den an einer viel späteren Stelle zu behandelnden Apperzeptionsfunktionen vorzugreifen, vorläufig die oben erwähnten Eigenschaften dieser Bewußtseinsfaktoren als Größen und ihren Einfluß auf andere Größen, insbesondere auch auf die Intensität der Empfindungen, als eine empirisch gegebene Tatsache vorauszusetzen, deren näheren Zusammenhang mit den sonstigen Bewußtseinsphänomenen der späteren Untersuchung vorbehalten bleibt.

Auch in der Geschichte der Größen- und Maßprobleme der Psychologie spiegelt sich die allmählich und teilweise erst spät erfolgte Loslösung unserer Wissenschaft von der Metaphysik und die schädigende Nachwirkung, die noch jetzt diese einstige Verbindung nicht selten ausübt. Als HERBART der früher verbreiteten Auffassung, wonach die Psychologie auf eine rein qualitative Betrachtung beschränkt sei, energisch entgegentrat, um den Satz zur Geltung zu bringen, die psychischen Inhalte seien intensive Größen, die bestimmten Gesetzen der Verbindung und des zeitlichen Wechsels folgten, da stellte er merkwürdigerweise in der »Stärke einer Vorstellung« einen Begriff in den Vordergrund, der empirisch überhaupt kein Existenzrecht besitzt. In einer Vorstellung können, wie oben bemerkt, die einzelnen Elemente eine sehr verschiedene Stärke besitzen. Eben deshalb ist der Begriff der Stärke auf die Vorstellung angewandt kein eindeutiger Begriff. Höchstens auf das was HERBART die »einfache Vorstellung« nannte, und was in unserer heutigen Sprache mit der Empfindung zusammenfällt, läßt sich also dieser Begriff anwenden, den übrigens HERBART von dem der Klarheit oder des Apperzeptionsgrades nicht geschieden hat[1]. Als nun FECHNER, wie er selbst hervorhebt, von HERBART den von diesem im Anschlusse an seine Metaphysik ausgebildeten Begriff der psychischen Größe übernahm, entzog er ihn zugleich dem Ge-

[1] HERBART, Psychologie als Wissenschaft.

biet der Psychologie, um ihn wiederum im Interesse jenes metaphysischen Problems, das den Inhalt der »Psychophysik« ausmachte, des Problems der Beziehung zwischen Körper und Seele, zu verwerten. Dabei kam aber bei ihm zugleich der Geist naturwissenschaftlicher Methode zu seinem Rechte, indem er dem abstrakten Begriff der HERBARTschen »Stärke einer Vorstellung« den bestimmteren der Stärke der Empfindung substituierte und so jenem allgemeinen Problem der Wechselwirkung die konkretere Form der funktionellen Abhängigkeit der Empfindung vom Reize gab. Die Lösung dieses Problems betrachtete allerdings FECHNER selbst nur als die erste elementare Aufgabe der Psychophysik, der die höheren Wechselwirkungen in einer bestimmten gesetzmäßigen Stufenfolge sich anschließen sollten[1]. Als er dann aber in der physiologischen und physikalischen Literatur eine Anzahl von Beobachtungen vorfand, die mit dem von ihm zuerst noch ganz im Sinne einer metaphysischen Hypothese aufgestellten Gesetz der logarithmischen Funktion übereinzustimmen schienen, vertiefte er sich mehr und mehr in jene nächstliegende und vorläufig allein einer empirischen Behandlung zugängliche Aufgabe[2]. So hat FECHNER selbst zwar immer an der metaphysischen Tendenz seiner Psychophysik festgehalten, wie namentlich der zweite Band seines Hauptwerks erkennen läßt; aber er hat doch durch seine eigene Beteiligung an der theoretischen und experimentellen Bearbeitung der empirischen Seite des psychophysischen Problems mit dazu beigetragen, daß in der folgenden Zeit die Psychophysik mehr und mehr im Sinne einer spezifischen, im wesentlichen von der Psychologie getrennten Disziplin behandelt wurde. Hatte FECHNER demgemäß, von seinem Standpunkte aus durchaus folgerichtig, die Methoden der Fehlerelimination möglichst unverändert aus den naturwissenschaftlichen auf das psychophysische Gebiet übertragen, so hielt man nun allgemein auch dann noch an dieser psychologisch teils unzulänglichen teils unfruchtbaren Betrachtungsweise fest, als der FECHNERsche Standpunkt längst verlassen war. So hob G. E. MÜLLER, der am entschiedensten das FECHNERsche Werk bekämpfte, zwar mit Recht hervor, daß das aus der Anwendung des GAUSSschen Fehlergesetzes auf die Schätzung der Empfindungen berechnete »Präzisionsmaß« nicht ohne weiteres als ein Äquivalent für die Schärfe der Unterscheidung verschiedener Empfindungen gebraucht werden dürfe; und er bestritt in Anbetracht der großen Differenzen zwischen Beobachtung und Rechnung lebhaft FECHNERS logarithmisches Gesetz, dem er ein anderes, wie er meinte der Erfahrung besser entsprechendes zu substituieren suchte[3]. Davon aber, daß eine unmittelbare Übertragung der in der Physik und Astronomie bewährten Fehlermethoden hier deshalb unzulänglich sei, weil ein großer Teil der Schwankungen zwischen den Einzelbeobachtungen, um deren Elimination es sich bei objektiven Maßbestimmungen handelt, gerade das ausmachen, was für den Psychologen ein Hauptinteresse bildet, war in der Diskussion

[1] Vgl. FECHNER, Zendavesta, Bd. 2, S. 373 ff.

[2] Vgl. zu dieser Entwicklungsgeschichte der FECHNERschen Anschauungen meine Schrift: G. Th. Fechner, Rede zu seinem 100jähr. Geburtstag, 1901, S. 42 ff., 83 ff.

[3] G. E. MÜLLER, Zur Grundlegung der Psychophysik, 1878. Vgl. dazu und zu den weiteren Diskussionen über die psychophysischen Methoden und das logarithmische Gesetz FECHNERS Ergänzungsschriften zur Psychophysik: In Sachen der Psychophysik, 1877, und Revision der Hauptpunkte der Psychophysik, 1882. Dazu die historische Übersicht bei M. FOUCAULT, La Psychophysique, 1901, p. 146 ff.

über die Frage des sogenannten »psychophysischen Gesetzes« so gut wie gar keine Rede. Aller Streit drehte sich vielmehr um die beiden Fragen, welches Gesetz für das »Verhältnis von Reiz und Empfindung« empirisch gültig sei, und wie man das empirisch gefundene Gesetz allenfalls mathematisch formulieren könne. Dabei standen die Beobachtungen und die zu ihrer Bearbeitung aufgewandte Rechenarbeit in einem Mißverhältnis, wie ein solches wohl noch niemals in der Geschichte der exakten Wissenschaften erlebt worden ist. Versuche, die auf den ersten Blick die Spuren einer Fülle unberechenbarer Nebeneinflüsse an sich trugen, und die ebenso bei verschiedenen Beobachtern wie bei einem und demselben von einem Tag zum andern in weitem Umfang variierten, wurden wie physikalische Konstantenbestimmungen behandelt, bei denen die nach einem peinlich genauen experimentellen Verfahren immer noch bleibenden unvermeidlichen Fehler beseitigt werden sollen. Dieses Mißverhältnis besteht heute beinahe noch im selben Maße wie zur Zeit, da FECHNERS Psychophysik erschien. Denn wenn die Anzahl der experimentellen Untersuchungen unterdessen zugenommen hat, so ist der Umfang der theoretischen Diskussionen nicht minder gewachsen, namentlich seitdem die inzwischen angesammelten Beobachtungen deutlicher gezeigt haben, daß die unveränderten Methoden der Fehlerelimination nicht auf diese Beobachtungen angewandt werden können. So sind die Ausführungen G. E. MÜLLERS über psychophysische Methodik in seiner neuesten Abhandlung über den Gegenstand noch im wesentlichen ganz in diesem Sinne auf eine Elimination der Bedingungen gerichtet, die außerhalb des eigentlichen Ziels einer solchen spezifischen, von allen psychologischen Einflüssen befreiten »Psychophysik« liegen. Wo solche Bedingungen sich dennoch der Beobachtung aufdrängen, da werden sie entweder rein qualitativ besprochen, ohne Rücksicht darauf, daß sie selbst Objekte quantitativer Bestimmungen werden könnten, oder sie werden wohl auch geradezu »Verkehrtheiten« genannt, die die Versuche, in denen sie vorkommen, verdächtig und eventuell unverwertbar machen[1]. Die Gebrechen dieser Einseitigkeit des »psychophysischen« Standpunktes, der die psychologische Untersuchung dem Interesse einer fragwürdigen Zwischenwissenschaft ausliefert, machen sich dann aber begreiflicherweise auch darin geltend, daß in den vorhandenen Versuchsmethoden und in den Vorschlägen zu ihrer Verbesserung die mangelnde Würdigung psychologischer Bedingungen überall fühlbar wird. Man kann eben diese Einflüsse nicht als »Verkehrtheiten« beseitigen, ohne ihnen selbst überall zum Opfer zu fallen, wo es einiger Vertiefung in die psychologischen Faktoren der Beobachtung bedarf, um auf sie aufmerksam zu werden. Wir werden auf diesen Punkt noch bei einigen Einzelfragen der psychologischen Maßmethoden zurückkommen. Mit Recht hat bereits G. F. LIPPS auf die Mängel hingewiesen, die in diesen Tendenzen einer von der Psychologie unabhängigen Psychophysik ihre ursprüngliche Quelle haben[2]. LIPPS selbst hat daher an die Stelle der »psychophysischen« Maßmethoden »psychische« zu setzen versucht. Dabei hat er aber selbst sich wiederum bemüht, diese Methode im Sinne einer Exemplifikation der Wahrscheinlichkeitstheorie in ihrer Anwendung auf empirische Kollektivgegenstände zu ent-

[1] G. E. MÜLLER, Die Gesichtspunkte und die Tatsachen der psychophysischen Methodik. Ergebnisse der Physiologie, Bd. 2, 1903, S. 273 ff.

[2] G. F. LIPPS, Archiv für die ges. Psychologie, Bd. 3, 1904, Literaturbericht, S. 36.

wickeln. Daß dieser Gesichtspunkt ein berechtigter ist, insofern eine rein mathematische Betrachtung neben der psychologischen immerhin möglich ist, soll nicht bestritten werden. Aber ebenso gewiß ist es, daß sich eine solche Betrachtung von der eigentlich psychologischen Verwertung wie Ausbildung der Maßmethoden entfernt. Indem LIPPS für die Beziehung zwischen Reiz und Empfindung das Prinzip der äußeren Zuordnung im Sinne einer willkürlichen Funktion einführt, ist naturgemäß sein Bestreben dahin gerichtet, die Form dieser Funktion zu finden und wie von den allgemeinen Größeneigenschaften der psychischen Elemente, so auch überhaupt von den psychologischen Bedingungen zu abstrahieren und demnach wieder die in bestimmten psychologischen Ursachen begründeten Abweichungen der Beobachtungen zusammen mit den etwa verhandenen äußeren Fehlervorgängen lediglich unter dem Gesichtspunkt der Fehlerelimination zu betrachten[1]. Mit Recht hat indessen schon H. BRUNS in einem die Anwendung der Ausgleichungsrechnung auf die Psychophysik behandelnden Aufsatze bemerkt, daß jede auf irgend welche statistische Zählungen gegründete Sammlung von Beobachtungen quantitativ auf Grund der Prinzipien der Ausgleichungsrechnung so viel wie möglich ausgenützt werden müsse, daß es aber in der Psychophysik so gut wie in andern beobachtenden Wissenschaften, wo der »Hauptzweck nicht in der Ermittelung von möglichst genauen Zahlenbeziehungen liege, in der Rechnung ein summarisches Verfahren gestattet« sei[2]. Man kann diese Äußerung wohl dahin ergänzen, daß der allergrößte Teil der Psychophysik, insofern man sie überhaupt zur Psychologie stellt, eben in dieses Gebiet eines vorwiegend den qualitativen Resultaten zugewandten Interesses gehört, und man daher dieses summarische Verfahren niemals in dem Sinne einer unterschiedslosen Ausgleichung aller der Einflüsse anwenden sollte, die Abweichungen von irgend einem idealen und in psychologischer Beziehung oft ziemlich bedeutungslosen Mittelwert bedingen. Sobald vielmehr die Untersuchung im psychologischen Interesse geführt wird, muß sie darauf gerichtet sein, die psychischen Einflüsse einzeln zu isolieren und sie selbst wo möglich einer Maßbestimmung zugänglich zu machen.

2. Allgemeine Grundlagen psychischer Messungen.

a. Die psychischen Maße als Grenzwerte.

Der fundamentale Unterschied physikalischer und psychologischer Größenbestimmungen tritt uns in der gewöhnlichen Beurteilung äußerer Objekte und psychischer Erfahrungsinhalte ohne weiteres in der Tatsache entgegen, daß wir jene einer genauen in Zahlen angebbaren Maßbestimmung, diese aber nur einer unbestimmten quantitativen Vergleichung, wie »größer«, »kleiner«, »viel größer«, »viel kleiner« u. dgl. fähig halten.

---

[1] G. F. LIPPS, Die Maßmethoden der experimentellen Psychologie, Archiv für die ges. Psychologie, Bd. 3, 1904, S. 153 ff.

[2] H. BRUNS, Über die Ausgleichung statistischer Zählungen in der Psychophysik, Phil. Studien, Bd. 9, S. 3.

Dieser Umstand hat es wohl wesentlich verschuldet, daß man lange Zeit die psychischen Größen überhaupt für unzugänglich jeder Messung hielt, und daß, selbst als dieses Vorurteil einigermaßen gebrochen war, lange Zeit noch das andere fortbestand, jene quantitative Unbestimmtheit sei eine den psychischen Größen immanente Eigenschaft, so daß quantitative Abstufungen derselben immer nur in der Form einer mehr oder weniger willkürlichen Zuordnung zu bestimmten objektiven Reizen möglich seien. Auch diese Auffassung ist jedoch nur eine andere Form, in der das alte Vorurteil von der absoluten Unmeßbarkeit psychischer Größen fortdauert, und in der es hier durch die Fiktion einer halb der Physik und halb der Psychologie zugewandten Zwischendisziplin am Leben erhalten wird. In Wahrheit würde es keine Maßbestimmungen psychischer Größen geben, wenn diese nicht nur selbst quantitativ veränderlich wären, sondern wenn nicht auch jene Unbestimmtheit, die der unmittelbaren Vergleichung beliebiger Bewußtseinsinhalte anhaftet, in gewissen Grenzfällen verschwände. Von solchen Grenzfällen geht daher alle psychische Messung aus. Die psychischen Maße selbst sind aber, sobald sie einen bestimmteren quantitativen Charakter besitzen, Grenzwerte. Als das Kriterium einer eigentlichen Quantitätsbestimmung im Unterschiede von einer jener unbestimmten Größenvergleichungen können wir nämlich offenbar die eindeutige Beschaffenheit des vergleichenden Urteils ansehen. Wo das Urteil »größer«, »kleiner«, oder auch »viel größer«, »viel kleiner« usw. lautet, da kann jedesmal dem Prädikat in Wirklichkeit eine ganze Reihe von Größen entsprechen. Das Größenurteil ist also in allen diesen Fällen ein vieldeutiges. Dagegen gibt es drei Fälle, in denen ein Urteil über zwei der Vergleichung unterworfene psychische Größen A und B einen eindeutigen Wert besitzt. Diese Urteile lauten: »A ist gleich B«, »A ist eben merklich größer als B« und »A ist eben merklich kleiner als B«. Die beiden letzteren Fälle lassen sich wieder in die Erkennung eines »eben merklichen Unterschieds« zusammenfassen. Ihnen reiht sich dann noch als ein vierter möglicher Fall eindeutiger Vergleichung, der freilich bestimmt begrenzte Bedingungen voraussetzt, der an, wo nicht bloß zwei, sondern drei psychische Größen A, B und C verglichen werden, und wo diese so gegen einander abgestuft sind, daß die eine Größe, z. B. B, in der Mitte zwischen den beiden andern A und C liegt. Hier ist die mittlere Größe ein ebenso eindeutig bestimmter Begriff wie die Gleichheit oder der eben erkennbare Unterschied zweier Größen. Aber die Bedingungen der Vergleichung sind, da sich diese auf drei Größen erstreckt, komplizierter als in den vorigen Fällen. Auch ist in den letzteren nur eine einfache Variation der Bedingungen, dort dagegen eine doppelte möglich. Soll nämlich mit einer Größe A eine zweite B ihr

gleiche oder eben merklich verschiedene verglichen werden, so kann dabei *A* alle möglichen Werte der betreffenden Größenskala durchlaufen. Außer dieser Variation ist aber keine möglich, da durch die Bedingung der Gleichheit mit *A* oder des eben erkennbaren Unterschiedes von *A* auch die psychische Größe *B* fest bestimmt ist. Ist dagegen zu zwei Größen *A* und *C* eine dritte als die mittlere zwischen ihnen abzumessen, so kann nicht bloß der Größenwert von *A*, sondern auch das Intervall zwischen *A* und *C* variiert werden. Mit dieser größeren Komplikation der Bedingungen hängt es zusammen, daß eine solche Mittenschätzung mit zureichender Sicherheit überhaupt nur innerhalb eines nicht allzu großen Intervalls der Größen *A* und *C* möglich ist, da bei wachsendem Intervall das bestimmte Urteil mehr und mehr in eine unbestimmte Größenschätzung übergeht.

Demnach beschränkt sich die Möglichkeit einer eindeutigen psychischen Größenbestimmung, wenn wir die Fälle $A < B$ und $A > B$ wegen der beliebig möglichen Vertauschung von *A* und *B* in einen einzigen zusammenfassen, auf die drei Grenzfälle der Gleichheit, des eben merklichen Unterschieds und der Mitte zwischen zwei durch ein Intervall geschiedenen Größen, letzteres unter der Voraussetzung, daß dieses Intervall einen gewissen, für jede Größengattung besonders zu ermittelnden Umfang nicht überschreite. Diese letztere Art der Größenmessung unterscheidet sich aber von den beiden ersten außerdem wesentlich dadurch, daß sie sich auf die Vergleichung dreier Größen erstreckt. Hierdurch wird die Frage nahegelegt, ob nicht möglicherweise noch zu weiteren quantitativen Bestimmungen fortgeschritten werden könne, die sich auf vier, fünf oder eine noch weitere Anzahl in der gleichen Größendimension liegenden Werte erstrecken. Die Beobachtung zeigt jedoch, daß mit der Vergleichung dreier Größen, die ja selbst nur innerhalb gewisser Grenzen ausführbar ist, der Umfang der möglichen Größenvergleichungen erreicht ist. Sobald man weitergeht, wird diese unbestimmt. Man kann unter Umständen noch erkennen, in welcher Reihe mehrere Werte *A*, *B*, *C*, *D* . . . ihrer Größe nach aufeinander folgen, ohne aber mehr die Intervalle quantitativ einteilen zu können; und bei weiterer Vermehrung der Anzahl wird selbst die Stellung der einzelnen Glieder unsicher, während außerdem, da solche Vergleichungen sukzessiv vorgenommen werden müssen, die Schwankungen der reproduktiven Wiedererkennung einen wachsenden Einfluß ausüben.

Dieser letztere Einfluß weist nun zugleich auf die Ursachen hin, von denen die Beschränkung der psychischen Größenmessung auf die angeführten Grenzfälle beschränkt ist. Alle psychische Messung beruht auf der unmittelbaren Vergleichung psychischer Größen und setzt

daher voraus, daß die verändernden Einflüsse der reproduktiven Wiedererinnerung, falls sie nicht etwa selbst zum Gegenstand der Untersuchung genommen werden, ausgeschlossen oder in solcher Weise innerhalb der einzelnen Versuchsgruppen verteilt seien, daß sie leicht eliminiert werden können. Da das letztere aber wiederum nur unter der Bedingung möglich ist, daß der Akt der Vergleichung nicht durch die zufällige Einschaltung anderer psychischer Vorgänge, welche die Aufmerksamkeit von ihm abziehen, von statten gehe, so ist eine psychische Messung immer nur innerhalb eines Zeitintervalls zwischen der Apperzeption der zu vergleichenden Größen möglich, das hinreichend kurz ist, um solche störende Einwirkungen fernzuhalten. Darin liegt auch schon ausgesprochen, daß es ausgeschlossen ist, in irgend zuverlässiger Weise etwa das Resultat einer einzelnen Größenbestimmung mit dem einer andern, von ihr zeitlich entfernten und durch anderweitige Vorgänge getrennten zu vergleichen. Vielmehr fällt, wo dies versucht wird, die Größenvergleichung in jedem Fall in ihre unbestimmte Form zurück. Psychische Größenmessungen, denen innerhalb der bei ihnen gezogenen Grenzen der Charakter der Exaktheit zukommen soll, sind daher überhaupt nur *innerhalb eines einzigen Vergleichungsaktes* möglich; sie lassen sich nicht von einer Messung auf eine folgende übertragen. Damit ist die Anwendung eines irgendwie *konstanten* Größenmaßstabes von vornherein ausgeschlossen. *Jede psychische Messung ist in den oben angegebenen drei Grenzfällen, in denen sie ausführbar ist, auf die bei der einzelnen Messung zu vergleichenden Größen beschränkt, und das Ergebnis einer solchen Messung, die im Maximum nur drei Größen umfassen kann, ist niemals auf eine folgende übertragbar oder mit einer vorangegangenen vergleichbar.* Der Unterschied dieses Prinzips von dem der physikalischen Messung springt in die Augen. Diese geht von dem Augenblick an, wo sie praktisch verwertbare Vergleichungen unternimmt, darauf aus, Maßeinheiten zu finden, die bei unbegrenzt vielen einzelnen Messungen unverändert wieder benutzt werden können. So entstehen die bekannten physischen Gewichts-, Raum- und Zeitmaße, die schließlich sämtlich wieder auf das Maß des Raumes zurückgehen. In dem Augenblick aber, wo die Physik von einer Feststellung praktisch brauchbarer Maße zur Aufsuchung *wissenschaftlich exakter* Maße übergeht, sucht sie das Postulat der innerhalb einer bestimmten Zeit und Kultur gültigen Konstanz dieser Maße möglichst in das einer *absoluten Konstanz*, die für alle Zeit gilt, umzuwandeln, so daß nunmehr die den Dimensionen der Erde oder der Wirkung unveränderlicher Naturkräfte entnommenen Maßeinheiten in jedem Augenblick wiederhergestellt werden könnten, auch wenn alle gegenwärtig von

uns benutzten Messungshilfsmittel untergehen sollten. Hier erweitert sich daher der Unterschied des psychischen und des physischen Maßprinzips zum Gegensatz: die Physik strebt nach einer absoluten Konstanz der Maße, die der Idee nach die Existenz der Menschheit überdauern könnte; die Psychologie sieht sich auf die engste denkbare Grenze relativer Maßstäbe eingeschränkt, bei der keine Maßbestimmung über eine einmalige Vergleichung hinausreicht. Dies gilt auch für diejenigen Größen, für deren objektiven Werte die Physik in erster Linie absolute Maßeinheiten zu gewinnen sucht, den Raum und die Zeit, wenn sie in den Bewußtseinsinhalten, die ihnen entsprechen, in unseren Raum- und Zeitvorstellungen, einer unmittelbaren Vergleichung unterworfen werden. So sind denn auch diese beiden miteinander verbundenen Bedingungen des relativen Maßes engsten Umfangs und der Beschränkung auf die Grenzwerte der Gleichheit, des kleinsten Unterschieds und der Mitte für die Ausbildung psychischer Maßmethoden und die Art ihrer Anwendung entscheidend. Die Auffindung jener Grenzwerte kann aber in einer Reihe planmäßig ausgeführter Einzelvergleichungen wieder in einer doppelten Weise versucht werden: entweder indem man den gesuchten Grenzwert direkt durch Abstufung der Empfindung ermittelt, oder indem man auf einem mehr indirekten Wege unter einer Anzahl willkürlich erzeugter Empfindungen diejenigen zu bestimmen sucht, die dem betreffenden Grenzwert entsprechen. Wir wollen diese beiden Arten psychischer Maßmethoden als Abstufungs- und Abzählungsmethoden bezeichnen.

b. Abstufungs- und Abzählungsmethoden.

Das nächste Verfahren zur Auffindung der einer psychischen Maßbestimmung zugänglichen Grenzwerte besteht naturgemäß in ihrer direkten Aufsuchung. Bezeichnen wir die Empfindung *A*, zu der eine andere *B* gesucht werden soll, die ihr gleich oder von ihr eben merklich verschieden ist, als die Normalempfindung, und dagegen *B* als die Vergleichsempfindung, so besteht das Verfahren demnach darin, daß man *B* so lange variiert, bis der gesuchte Grenzwert der Gleichheit mit *A* oder der eben erkennbaren Verschiedenheit von *A* erreicht ist. Nun ist es aber begreiflicherweise nicht zweckmäßig, bei dieser Aufsuchung planlos probierend zu verfahren, sondern im ersten Fall, bei der Bestimmung der Gleichheit, stuft man am besten die variable Empfindung *B* von einem Punkte an, wo sie sich deutlich von *A* unterscheidet, in kleinen Schritten so lange in der Richtung nach *A* hin ab, bis die Gleichheit erreicht ist. Handelt es sich um die Auffindung des eben merklichen Unterschieds, so geht man dagegen umgekehrt von dem Punkte der Gleichheit zwischen *A* und *B* aus und entfernt nun die

letztere Empfindung so lange in kleinen Schritten von der ersten, bis der Unterschied eben merklich wird. Das Mittel zu einer solchen planmäßigen Abstufung der Empfindungen bildet hierbei der äußere Reiz, der demnach der Bedingung entsprechen muß, daß er nicht bloß in einer physikalisch genau bestimmbaren Weise variiert, sondern auch der andern, daß durch diese Abstufungen des Reizes der Gang der Empfindungen in möglichst gleichförmiger Weise beherrscht werde. Die Abstufung des Reizes ist demnach ein unentbehrliches Mittel, um Empfindungen oder andere psychische Größen überhaupt an einander zu messen, sie gehört aber nicht zu den Objekten der Messung, die ausschließlich die psychischen Größen selbst sind. Eben darum ist es nun auch ganz gleichgültig, daß bei dieser Abstufung nicht derjenige äußere Reiz variiert wird, der mit der Empfindung in einer direkten Beziehung steht, nämlich die unserem Eingriff unzugängliche Erregung im Sinneszentrum, sondern der nur indirekt und durch unbekannte Zwischenglieder mit ihr verbundene physikalische Reiz. Der Reiz ist eben in allen Fällen nur das Hilfsmittel, bestimmte Empfindungen und Empfindungsunterschiede hervorzubringen, die mit zureichender Annäherung in wiederholten Versuchen auf die gleiche Weise wiedererzeugt werden können. Darum ist natürlich eine psychische Maßbestimmung ausgeschlossen, wo dieses Hilfsmittel versagt, sei es weil der Reiz überhaupt unserer Beherrschung unzugänglich ist, wie bei den Organempfindungen unseres Körpers, sei es weil eine sichere quantitative Abstufung seiner Einwirkung auf das Sinnesorgan unmöglich ist, wie im allgemeinen bei den Geruchs- und Geschmacks- sowie den Schmerz- und zum Teil auch den Wärme- und Kälteempfindungen.

Eine Komplikation bei der Einstellung einer Vergleichs- auf eine Normalempfindung tritt endlich in dem weiteren Fall ein, wenn eine Empfindung B als die mittlere zwischen zwei andern A und B eingestellt werden soll. In diesem Fall, dem einzigen, der die einfache Vergleichung je zweier Größen überschreitet, kann man A und C, die innerhalb einer zur Auffindung der Mitte bestimmten Versuchsreihe konstant bleiben, als Normalempfindungen und die dritte B als die variable Vergleichsempfindung betrachten, die demnach hier in bezug auf zwei Normalgrößen im Sinne der Gleicheinstellung orientiert wird. Dabei geht dann naturgemäß die bei der einfachen Vergleichung gesuchte Identität der Größen selbst in eine Einstellung auf gleiche Intervalle über.

Von den so durch das Abstufungsverfahren an die Hand gegebenen Methoden der Gleicheinstellung, der Einstellung auf eben merkliche Unterschiede und auf gleiche Größenintervalle, ist nun die zweite insofern die allgemeinste, als bei ihr die erste wieder als eine Grenzbestimmung erscheint, die bei planmäßiger Ausführung der eben merklichen Unter-

schiede immer zugleich mit diesen gewonnen wird, während die Einstellung auf die Mitte in einem gewissen Sinn einen oberen Grenzfall bildet, welcher dann entsteht, wenn man mit der Abstufung der Vergleichsempfindung über den kleinsten merklichen Unterschied hinausgeht, um für einen beliebig größeren ein Maß in der Empfindung zu finden. Ein solches kann in diesem Fall nur mit Hilfe einer weiter entfernten zweiten Normalempfindung gefunden werden, zu der und der ersten die Vergleichsempfindung gleichzeitig in eine quantitative Beziehung gebracht werden soll, eine Aufgabe, die in Anbetracht der beschränkten Möglichkeit psychischer Messungen allein in der Form der gleichen Intervallschätzung lösbar ist. Die so zwischen der Abstufung zweier Größen und zweier Größenintervalle zur Gleichheit mitten inne stehende, die erste in sich schließende und die zweite durch Aufsuchung kleinster Unterschiede vorbereitende Abstufungsmethode bezeichnen wir als die Methode der Minimaländerungen. Sie soll wegen dieser ihrer zentralen Bedeutung in der folgenden Einzelbetrachtung vorangestellt, und an sie dann die Methode der Gleicheinstellung, als die Beschränkung auf eine untere, sowie endlich die Methode der mittleren Abstufungen, als eine Erweiterung auf eine obere Grenze der Größenvergleichung, angeschlossen werden. Jede dieser drei Methoden kann, insofern sie sämtlich auf einer direkten Vergleichung beruhen, die durch die planmäßige Abstufung eine gewisse Exaktheit verbürgt, durch ein einmaliges Abstufungsverfahren, also in einer einzigen mit Sorgfalt ausgeführten Versuchsreihe ein annähernd zuverlässiges Resultat ergeben, dessen Sicherheit sich dann noch wesentlich erhöht, wenn auch nur wenige weitere Kontrollversuche mit dem gleichen Resultat gewonnen worden sind. Außerdem kann aber auch jede dieser Methoden benutzt werden, um auf Grund einer sehr großen Zahl von Größenbestimmungen, die man nach dem durch sie vorgeschriebenen Verfahren in oft wiederholten Versuchsreihen vornimmt, ein statistisches Material zu gewinnen, auf Grund dessen in der unten näher zu erörternden Weise »Häufigkeitskurven« konstruiert werden können. Aus der Form dieser läßt sich dann auf die Einflüsse zurückschließen, unter denen die psychische Größenmessung Schwankungen zeigt, die ihrerseits im allgemeinen wieder ein gesetzmäßiges Verhalten darbieten. Insofern unter den Einflüssen, durch die solche Schwankungen entstehen, psychologische, namentlich Apperzeptions- und Assoziationsprozesse, die ersteren in der Form der mehr oder minder regelmäßig stattfindenden Oszillationen der Aufmerksamkeit, die letzteren infolge der reproduktiven Einwirkung vorangehender Größenvergleichungen auf nachfolgende, in erster Linie stehen, sind diese Schwankungen von hohem psychologischem Interesse. Von verhältnismäßig geringer Be-

deutung sind sie dagegen für die Größenbestimmung selbst, für die eine Verwendung der Häufigkeitskurve zum Zweck der Gewinnung exakterer Mittelwerte in Anbetracht der fließenden Natur der psychischen Größen kaum einen erheblichen Wert hat. Vielmehr liegt hier der Wert der Abstufungsmethoden gerade darin, daß sie bereits auf Grund weniger Vergleichungen ein zureichendes Material für die Feststellung der unter den momentan gegebenen Bedingungen gültigen, der Messung zugänglichen Größen liefern und daher bei der Wiederholung der Versuche zu verschiedenen Zeiten oder unter sonstiger Variation der äußeren Bedingungen die Veränderungen solcher Größenmessungen verfolgen lassen. Eine über längere Zeiträume sich erstreckende Statistik verdeckt dagegen diese psychologisch oft wertvollsten Veränderungen, um dafür Mittelwerte einzutauschen, die, weil sie angeblich immer gelten sollen, unter Umständen niemals wirklich gelten, und bei deren Gewinnung die hauptsächlich wichtigen psychologischen Bedingungen der Erscheinungen summarisch unter den Beobachtungsfehlern eliminiert sind.

Der wesentliche Unterschied der Abzählungsmethoden von den Methoden der Abstufung besteht nun darin, daß bei ihnen die Reize, die als Mittel zur Erzeugung von Empfindungen oder von andern psychischen Inhalten dienen, in bestimmten, objektiv für eine gegebene Versuchsreihe festgestellten Intervallen variiert werden. Bei der einfachsten Anwendung dieser Methoden läßt man den Reiz zwischen zwei konstant bleibenden Größenwerten wechseln, deren Unterschied entweder dem eben merklichen entspricht oder in seiner Nähe, sei es unter sei es über ihm, liegt, keinesfalls ihn aber so weit überschreiten darf, daß bei häufig wiederholter Vergleichung der Unterschied stets als der gleiche geschätzt wird. Die Einführung dieses Verfahrens ist von Beobachtungen ausgegangen, die bei den Versuchen nach einer der Abstufungsmethoden leicht zu machen sind. Stellt man nämlich zwei Reize so ein, daß ihnen gleiche oder eben merklich verschiedene Empfindungen entsprechen, so können die Empfindungen gleich sein, wenn die Reize nach entgegengesetzten Richtungen um geringe Größen verschieden sind, und nicht minder können bei eben merklich verschiedenen Empfindungen die Empfindungsunterschiede bald in gleicher, bald in entgegengesetzter Richtung liegen wie die Reizunterschiede, so daß also der schwächere Reiz bisweilen größer geschätzt wird als der stärkere, und umgekehrt. Läßt man demnach rasch nacheinander zwei Reize R und Z einwirken, bei denen die Unterschiede der Empfindung in der Region des eben Merklichen oder unter ihr liegen, so sind in einem einzelnen Versuche drei Urteile möglich: $R = Z$, $R < Z$, $R > Z$. Führt man nun eine

sehr große Zahl von Versuchen aus, und ordnet man die gefällten Urteile nach diesen drei Klassen, so kann man unter Berücksichtigung der Größe des gewählten Reizunterschiedes in dem Verhältnis der mit dem letzteren übereinstimmenden Schätzungen zu den nicht übereinstimmenden ein Maß für die Schärfe der Größenunterscheidung zu gewinnen suchen, entweder indem aus der gewonnenen Häufigkeitskurve nach den Prinzipien der Wahrscheinlichkeitstheorie das »Präzisionsmaß« der Schätzungen berechnet wird, oder auch indem man empirisch oder wiederum auf Grund von Wahrscheinlichkeitserwägungen denjenigen Reizunterschied zu bestimmen sucht, der einem eben merklichen Empfindungsunterschiede entspricht. Gelingt die Lösung dieser Aufgabe, so ist damit zugleich die Beziehung zu den bei der Abstufungsmethode direkt gefundenen Größen hergestellt. Um das zu solchen Bestimmungen erforderliche Versuchsmaterial zu gewinnen, ist aber unter allen Umständen die Ausführung einer großen Anzahl von Versuchen erforderlich, die sämtlich in mehrere Gruppen zerfallen, deren jede wieder eine große Zahl von Beobachtungen bei gleichem Reizunterschied enthalten muß, während von einer Versuchsgruppe zur andern der Unterschied der Reize R und Z planmäßig variiert. Betrachtet man hiernach einen der Reize, z. B. R, als den Normal-, Z als den Vergleichsreiz, so hat man, um ein über einen größeren Teil der Empfindungsskala sich erstreckendes Versuchsmaterial zu gewinnen, zuerst in einer größeren Reihe zusammengehöriger Versuchsgruppen R konstant zu erhalten, während Z in den verschiedenen Gruppen sukzessiv $= R + D_1$, $R + D_2$, $R + D_3$ . . . genommen wird, worauf man dann in einer zweiten Reihe von Versuchsgruppen von einem andern Normalreiz R' ausgeht und den zugehörigen Vergleichsreiz Z' wieder um die Größen D_1, D_2, D_3, D_4 . . . variiert, so daß $Z' = R' + D_1$, $R' + D_2$, $R' + D_3$ . . . wird usw. Zu einer irgend zureichenden Ausführung dieser Methode ist daher im allgemeinen ein sehr großes statistisches Material erforderlich, was immerhin gegenüber den Abstufungsmethoden nicht bloß den Nachteil eines sehr zeitraubenden Verfahrens, sondern mehr noch den mit sich führt, daß sich sehr leicht in der langen Zeit, über die sich die Versuche erstrecken müssen, die psychologischen Bedingungen derselben wesentlich ändern können.

Nach den verschiedenen Regeln, die für die Abgabe von Größenurteilen bei den einzelnen Vergleichungen vorgeschrieben werden können, lassen sich auch die Abzählungsmethoden wieder in Unterformen scheiden, die aber allerdings hier nicht sowohl das Versuchsverfahren selbst, als das Verhalten des Beobachters angehen und daher von geringerer Bedeutung sind. Der einfachste Fall für die Ausführung der Methode schließt sich nämlich unmittelbar an die oben erwähnten allgemeinen

Richtungen an, in denen überhaupt ein Verhältnis psychischer Größen festgestellt werden kann: die des »gleich«, des »größer« und des »kleiner« (S. 547). Beschränkt man sich daher auf diese drei Urteile $Z = R$, $Z > R$, $Z < R$, so erhält man die einfachste Form der Ausführung, die wir als die Methode der drei Hauptfälle bezeichnen wollen. Nun schließen aber zwei unter diesen drei Fällen, nämlich $Z > R$ und $Z < R$ wieder verschiedene in der Empfindung wahrnehmbare Unterschiede ein, die möglicherweise ebenfalls im Urteil ausgedrückt werden können. Geschieht dies, so erhält man eine Methode der mehrfachen Fälle. Allerdings ist hierbei die Steigerung der Zahl subjektiver Unterscheidungen, wenn durch die erhöhten Anforderungen an die vergleichende Tätigkeit nicht das Ergebnis stark getrübt werden soll, in sehr enge Grenzen eingeschränkt. Über die fünf Fälle $Z = R$, Z »eben merklich kleiner« und »eben merklich größer«, und Z »deutlich kleiner« und »deutlich größer« als R hinauszugehen, ist daher unstatthaft.

Die Abzählungsmethoden bilden hiernach in doppelter Beziehung eine Art Umkehrung der Abstufungsmethoden. Gehen die letzteren unmittelbar darauf aus, Grenzwerte aufzusuchen, auf deren Bestimmung alle psychische Größenmessung ihrer Natur nach beschränkt ist, so kümmern sich umgekehrt die Abzählungsmethoden zunächst nicht um die Empfindungen, sondern bedienen sich willkürlich bestimmter Reizgrößen, um dann erst die diesen zugeordneten Verhältnisse der Empfindungen zu ermitteln. Dieser Umkehrung der Methode entspricht zugleich eine Umkehrung in der Reihenfolge, in der die Ergebnisse zu verwerten sind. Die Abstufungsmethoden liefern direkt bestimmte Grenzwerte psychischer Größen. Die so gewonnenen Größenbestimmungen können dann aber nachträglich einer statistischen Zählung untervorfen werden, indem man die Versuche häuft und die Abweichungen, wie sie sich in den Häufigkeitskurven darstellen, einer Prüfung mit Rücksicht auf die in ihnen zutage tretenden psychologischen Bedingungen unterwirft. Bei den Abzählungsmethoden ist dagegen die statistische Sammlung zahlreicher Versuchsergebnisse das Primäre, und erst aus den mittels einer solchen Sammlung konstruierten Häufigkeitskurven können in zweiter Linie Näherungswerte bestimmt werden, die den bei der vorigen Methode direkt ermittelten Grenzwerten entsprechen.

Dieser Umkehrung in der Ausführung der Versuche wie in der Ordnung der Ergebnisse entspricht nun auch die abweichende psychologische Bedeutung beider Methoden. Wo es sich darum handelt, jene Grenzwerte selbst aufzufinden, um die sich alle Messungen psychischer Größen bewegen, die Gleichheit, die minimalen Unterschiede oder die gleichen Intervalle, da sind die Abstufungsmethoden nicht nur in erster Linie,

sondern in mancher Beziehung allein berufen, die Aufgaben zu lösen. Denn auch die Abzählungsmethoden lassen zwar hier auf Grund einer über viele Versuchsreihen sich erstreckenden Statistik die Gewinnung mehr oder minder wahrscheinlicher Mittelwerte zu. Bei der fließenden Natur der psychischen Größen sind aber solche Mittelwerte an und für sich von relativ geringer Bedeutung, und sie führen den Nachteil mit sich, daß bei ihnen mit den äußeren auch die inneren oder psychischen Einflüsse eliminiert werden, deren Ermittelung von besonderem Werte sein kann. Handelt es sich dagegen darum, die psychologischen Bedingungen zu erforschen, unter denen die Apperzeption der Bewußtseinsinhalte steht, und die auf die Größenbestimmung derselben einwirken, so bieten die Resultate der Abzählungsversuche, wie sie in den auf sie gegründeten Häufigkeitskurven niedergelegt sind, eine überaus schätzenswerte Hilfe, indem diese Kurven in der mehr oder minder großen Regelmäßigkeit ihres Verlaufs wie in den Schwankungen, die sie unter wechselnden Bedingungen zeigen, auf die Bewegungsgesetze der Aufmerksamkeit sowie auf die assoziativen Einflüsse, unter denen diese steht, wertvolle Schlüsse zulassen können. Da nun aber auch die Abstufungsmethoden eine ähnliche statistische Sammlung der Ergebnisse gestatten, wobei sie außerdem den Vorteil bieten, daß in den auf Grund des statistischen Materials konstruierten Häufigkeitskurven zugleich auf die Stellung der durch die Abstufung direkt bestimmten psychischen Grenzwerte Rücksicht genommen werden kann, so verdienen die Abstufungsmethoden im allgemeinen den Vorzug. Immerhin bilden die Abzählungsmethoden eine schätzenswerte Ergänzung, so lange nicht, was allerdings in zahlreichen Fällen zutrifft, die Natur der Probleme die Abzählung vieler über eine längere Zeit sich erstreckender Vergleichungsurteile ausschließt.

Die Einteilung und Benennung der psychischen oder »psychophysischen« Maßmethoden ist ursprünglich von der in dem letzteren Ausdruck angedeuteten Auffassung des Problems psychischer Größenmessung ausgegangen, indem man ausschließlich die Auffindung irgend eines psychophysischen Grundgesetzes oder einer äußeren Zuordnung psychischer Inhalte zu physischen Größen im Auge hatte. In diesem Sinne unterschied Fechner die Methode der eben merklichen Unterschiede, der mittleren Fehler und der richtigen und falschen Fälle, wobei dann die beiden letzteren auch als »Fehlermethoden« zusammengefaßt wurden. Später kam zu ihnen noch die Methode der mittleren Abstufungen, die man anfänglich auch wenig passend als »Methode der übermerklichen Unterschiede« bezeichnete. Ich habe oben, wie schon früher, die Ausdrücke Abstufungs- und Abzählungsmethoden gewählt, weil sie mir das in beiden Fällen eingeschlagene Verfahren, so weit dies in einem einzigen Wort geschehen kann, schärfer hervorzuheben scheinen als jene hergebrachten Bezeichnungen, bei denen das wesentlich abweichende Verfahren der Gleicheinstellung, das einen Spezialbestandteil der Methode der Minimaländerungen

bildet, mit den Abzählungsmethoden vereinigt wird. Ein statistisches Verfahren auf Grund von Häufigkeitskurven kann aber bei jeder Methode hinzugezogen werden und bildet also kein absolutes Unterscheidungsmerkmal der sogenannten »Fehlermethoden«. In analogem Sinne hat dann in neuerer Zeit Ebbinghaus[1] eine Einteilung in »Reizfindung« und »Urteilsfindung«, und G. E. Müller[2] eine solche in »Grenzmethoden« und »Konstanzmethoden« vorgeschlagen. G. F. Lipps[3] unterscheidet »Meß-« und »Zählmethoden«. Nach seinen näheren Ausführungen[4] fallen aber bei ihm diese Begriffe keineswegs, wie es nach den Bezeichnungen scheinen könnte, mit den Abstufungs- und Abzählungsmethoden zusammen, sondern er rechnet alle die Methoden zu den »Zählmethoden«, bei denen nach seiner Meinung die Ordnung einer großen Anzahl von Beobachtungen zur Gewinnung gesicherter Mittelwerte erforderlich ist. Infolgedessen stellt er nicht bloß die Methode der Gleicheinstellung, sondern auch die der Minimaländerungen zu den Zählmethoden, und es bleibt als einzige Meßmethode die der mittleren Abstufungen übrig. Da aber diese grundsätzlich nicht nur in ihrer Ausführung, sondern auch in dem Maß, indem bei ihr eine Sammlung vieler, in Häufigkeitskurven zu ordnender Beobachtungen wünschenswert ist, durchaus mit der Methode der Minimaländerungen auf gleichem Boden steht, so würde damit die Klasse der »Meßmethoden« überhaupt verschwinden.

Unverkennbar ist nun die Beurteilung dieser einzelnen Methoden in empfindlicher Weise durch die seit Fechner bei den meisten Psychophysikern stehen gebliebene Auffassung bestimmt worden, Fehlerelimination und Gewinnung von Mittelwerten seien, genau wie bei physikalischen Konstantenbestimmungen, die Hauptzwecke sogenannter psychophysischer Messungen. Insbesondere hat dies zu einer Überschätzung der sogenannten »Fehlermethoden« gegenüber den Abstufungsmethoden geführt. Man übersah dabei völlig, daß erstens diese letzteren, vor allem die der Minimaländerungen, die Lösung zahlreicher Probleme möglich machen, für die Abzählungsmethoden gerade wegen der größeren Zahl von Einzelbeobachtungen, die sie fordern, untauglich sind. Dazu gehören zunächst alle die Fragen, die sich auf die Veränderung psychischer Werte mit der Zeit beziehen, wie die der Zeitvorstellungen selbst, der Wiedererkennungs- und Erinnerungsvorgänge, sodann aber auch alle Fragen, bei denen es auf die Feststellung eines Bewußtseinszustandes innerhalb einer beschränkteren Zeit und auf seine Variationen unter verschiedenen Bedingungen ankommt. Will man auf solche Probleme die Abzählungsmethoden anwenden, so heißt das die Probleme selbst aus der Welt schaffen. Denn es ist ja klar, daß, wenn man sukzessive Zustände oder Vorgänge *A*, *B*, *C* in bezug auf bestimmte Größenwerte vergleichen will, man sich dazu nicht eines Verfahrens bedienen darf, bei dem es notwendig ist, alle Werte *A*, *B*, *C* zusammenzunehmen und so die Unterschiede selbst, auf die es ankommt, gegeneinander auszugleichen. Abgesehen von der falschen Übertragung der Gesichtspunkte physikalischer Fehlerelimination hat übrigens hier auch der Umstand eine Rolle gespielt, daß die Abstufungsmethoden im allgemeinen, namentlich wenn man auf Grund

[1] Ebbinghaus, Grundzüge der Psychologie, I[2], S. 91.
[2] G. E. Müller, Gesichtspunkte der psychoph. Methodik, S. 275 f.
[3] Grundriß der Psychophysik, 1899, S. 57.
[4] G. F. Lipps, Die psychischen Maßmethoden, S. 107 ff.

weniger Einzelwerte zureichende Größenbestimmungen gewinnen will, eine größere Übung als die Abzählungsmethoden erfordern. Darum tut man zwar gut, bei allen psychischen Maßmethoden den definitiven Beobachtungen eine Versuchsübung vorausgehen zu lassen. Aber bei den Abzählungsversuchen können, wenn sie nach der Natur der Probleme überhaupt anwendbar sind, immerhin, da sie direkt auf Massenbeobachtungen ausgehen, leichter die ungenügenden Erstlingsversuche in ihrem Einfluß auf das Gesamtergebnis verschwinden. Nun gilt freilich überall, auf psychologischem wie auf physikalischem Gebiet, daß eine einzige gute Beobachtung mehr wert ist als eine große Zahl schlechter. Immerhin kommt diese Regel bei Methoden, die von vornherein schon auf die Verwertung auch relativ weniger Beobachtungen ausgehen, in höherem Grade zur Geltung. Bei den Abstufungsmethoden pflegen sich übrigens solche Unsicherheiten der Beobachtung im Stadium der Vorübung namentlich darin zu äußern, daß schon innerhalb eines einzelnen Versuchs die Einstellung auf einen bestimmten Wert, sei es der Gleichheit sei es des eben merklichen Unterschieds, oder der Mitte zwischen zwei gleichen Intervallen, schwankt, indem man z. B. bei der Abstufung eines Reizes im Vergleich zu einem andern bei einem bestimmten Reizunterschied einen minimalen Empfindungsunterschied wahrzunehmen glaubt, während in einem folgenden Versuch mit etwas größerer Reizdifferenz wieder Gleichheit besteht. In einem geringen Umfang bleiben natürlich solche Schwankungen immer bestehen, und bei den Differenzen der einzelnen Messungen einer größeren Versuchsreihe, auf deren Vorhandensein die Möglichkeit einer Anwendung von Häufigkeitskurven beruht, handelt es sich nur um einen etwas weiteren, in dem größeren zeitlichen Wechsel der subjektiven wie objektiven Bedingungen begründeten Spielraum solcher Schwankungen. In gut und gleichmäßig ausgeführten Beobachtungen werden jedoch diese letzteren so unerheblich, daß sie da, wo die Feststellung bestimmter Werte innerhalb einer kürzeren Zeit von besonderem Wert ist, als verschwindend klein gegen die sonstigen, durch die Einführung der willkürlich variierbaren Bedingungen erzeugten Änderungen zu betrachten sind. Der Vorschlag, die Abstufungsmethoden oder einzelne unter ihnen, wie speziell die Methode der Minimaländerungen, ausschließlich im Sinne der Abzählungsmethoden nach dem Prinzip der großen Zahlen zu verwenden, beruht daher teils auf Erfahrungen bei mangelnder Versuchsübung, teils auf der Verkennung des besonderen Wertes, den diese Methode für die Feststellung gewisser, vermöge der obwaltenden Bedingungen nur für eine kürzere Zeit gültigen Größenbeziehungen besitzt.

c. Reizschwelle, Reizhöhe und Unterschiedsschwelle.

Wenn wir uns der Reize als der äußeren Hilfsmittel bedienen, um Empfindungen von bestimmter Größe hervorzubringen, und der Reizänderungen, um Empfindungsänderungen zu erzeugen, so liegt dem die Voraussetzung zugrunde, daß, sofern die objektiven und subjektiven Bedingungen, unter denen das Bewußtsein steht, unverändert bleiben, einer gegebenen Reizqualität und Reizintensität stets auch eine fest bestimmte Empfindungsqualität und Empfindungsintensität entsprechen wird.

Wo dies nach dem Zeugnis unserer unmittelbaren Wahrnehmung nicht zutrifft, da betrachten wir eine solche Abweichung als ein sicheres Anzeichen, daß eben jene neben den Reizen die Empfindung bestimmenden objektiven oder subjektiven Bedingungen ebenfalls sich verändert haben. Die fundamentale Bedeutung, die der Reiz als das einzige unserer quantitativen Beherrschung zugängliche Hilfsmittel zur Erzeugung von Empfindungen und andern quantitativ bestimmbaren psychischen Inhalten besitzt, macht daher die Feststellung der Grenzen wünschenswert, zwischen denen sich der Reiz bewegen muß, wenn überhaupt eine Veränderung der Empfindung möglich sein soll. Naturgemäß gibt es aber eine untere und eine obere derartige Grenze: wir bezeichnen jene als die Reizschwelle, diese als die Reizhöhe. Beide Begriffe sind zunächst dem Gebiet der Empfindungsstärke entnommen. Sie lassen sich aber auch auf jede andere Art psychischer Größen in der entsprechenden Bedeutung übertragen. So können wir die Schwingungszahl, die dem tiefsten hörbaren Ton entspricht, als die Reizschwelle der Tonqualitäten, und dem gegenüber die des höchsten hörbaren Tons als die Reizhöhe bezeichnen. So nennen wir ferner die kleinste objektive Zeit, die noch als Intervall zwischen zwei Eindrücken wahrnehmbar ist, die »Zeitschwelle«; die kleinste wahrnehmbare Raumgröße des Tast- oder Gesichtssinns die »Raumschwelle«. Auch gibt es hier jedesmal als oberen Grenzwert ein maximales zeitliches oder räumliches Intervall, über das hinaus eine weitere Erkennung von Größenunterschieden nicht mehr möglich ist, und das sich daher in ähnlichem Sinne wie die obere Intensitätsgrenze als Reizhöhe bezeichnen ließe. Wir beschränken uns aber hier auf die beiden Intensitätsgrenzen und werden auf die sonstigen Schwellenbegriffe, die namentlich bei der Qualität der Empfindungen zum Teil abweichende Verhältnisse darbieten, später an den geeigneten Stellen zurückkommen.

Die Bedeutung beider Grenzwerte, der Reizschwelle wie der Reizhöhe, ist in erster Linie eine physiologische. Denn beide sind vor allem von den Eigenschaften der peripheren und zentralen Sinnesorgane abhängig, und nur in sehr geringem Umfang sind psychische Bedingungen auf sie von Einfluß. Dagegen sind sie ihrerseits die wesentlich bestimmenden Momente der Empfindungsintensität. Der Reizschwelle entspricht die eben merkliche Empfindung oder, wie wir sie kürzer nennen wollen, die Minimalempfindung, der Reizhöhe die Maximalempfindung. Nach der Lage der Reizschwelle bestimmen wir die Reizempfindlichkeit. Je kleiner die Reizgröße ist, die der Minimalempfindung entspricht, um so größer ist die Empfindlichkeit. Liegt z. B. in einem gegebenen Fall die Minimalempfindung beim Reize 1, in einem andern beim Reize 2, so verhält sich die Empfindlichkeit wie 1 : $^1/_2$, oder

allgemein: die Reizempfindlichkeit ist proportional dem reziproken Wert der Reizschwelle. Von der Reizhöhe dagegen wird eine andere Eigenschaft bestimmt, die wir die Reizempfänglichkeit nennen können, indem wir darunter die Fähigkeit verstehen, wachsenden Werten des Reizes mit der Empfindung zu folgen. Je größer die Reizhöhe, um so größer ist die Reizempfänglichkeit. Beginnt z. B. die Maximalempfindung in zwei zu vergleichenden Fällen bei Reizen, die sich wie 1 : 2 verhalten, so verhält sich auch die Empfänglichkeit wie 1 : 2, oder allgemein: die Reizempfänglichkeit ist proportional dem direkten Wert der Reizhöhe. Bezeichnen wir endlich das ganze Gebiet der Reizgrößen, deren Veränderung von einer Veränderung der Empfindung begleitet ist, als den Reizumfang, so nimmt dieser zu, je mehr die Reizschwelle sinkt und die Reizhöhe steigt. Liegt z. B. in einem ersten Fall die Reizschwelle bei 1, die Reizhöhe bei 4, in einem zweiten jene bei 2, diese bei 8, so ist beidemal der relative Reizumfang = 4. Liegt endlich in einem dritten Fall die Reizschwelle bei $^1/_2$, die Reizhöhe bei 4, so ist er = 8. Oder allgemein: der relative Reizumfang ist proportional dem Produkte der Reizempfänglichkeit in die Reizempfindlichkeit oder dem Quotienten der Reizschwelle in die Reizhöhe. Bezeichnen wir, um diese Beziehungen festzuhalten, die Reizschwelle mit S, die Reizhöhe mit H, so ist

das Maß der Reizempfindlichkeit $= \frac{1}{S}$,

das Maß der Reizempfänglichkeit $= H$,

das Maß des Reizumfanges $= \frac{H}{S}$.

Den metaphorischen Ausdruck Schwelle hat zuerst Herbart in die Psychologie eingeführt. Er nannte diejenige Grenze, welche die Vorstellungen bei ihrem Bewußtwerden zu überschreiten scheinen, die Schwelle des Bewußtseins[1]. Von Fechner wurde dann dieser Ausdruck auf das Empfindungsmaß übertragen[2]. Es ist zweckmäßig, für den der Schwelle gegenüberstehenden maximalen Grenzwert ebenfalls eine kurze Bezeichnung zu besitzen. Wir nennen ihn darum die »Reizhöhe«. Zur Bestimmung der Reizschwelle kann man sich zweier Methoden bedienen. Man läßt entweder einen Reiz, der unter der Größe S liegt, langsam anwachsen, bis er diese Größe erreicht hat; oder man läßt einen Reiz, der über S liegt, solange abnehmen, bis er eben unmerklich geworden ist. Im ersten Fall erhält man einen etwas größeren Wert als im zweiten: dort die eben merklich werdende, hier die eben unmerklich werdende Reizstärke. Am zweckmäßigsten kombiniert man daher beide Methoden, indem man aus ihren Ergebnissen das Mittel nimmt und also die Reizschwelle als diejenige Größe bestimmt, die zwischen dem eben

[1] Herbart, Psychologie als Wissenschaft, Werke, Bd. 5, S. 541.
[2] Fechner, Elemente der Psychophysik, I, S. 238.

merklichen und dem eben unmerklichen Reize in der Mitte liegt. Zur Ermittelung der Reizhöhe läßt sich nur eine einzige Methode verwenden: man läßt einen Reiz, der etwas unter dem Werte H liegt, bis zu der Größe zunehmen, über die hinaus eine merkliche Steigerung der Empfindung nicht mehr bewirkt werden kann. Das umgekehrte Verfahren ist hier wegen der starken Ermüdung, die übermaximale Reize herbeiführen, ausgeschlossen. Da sich aber der nämliche Einfluß schon diesseits der Reizhöhe in störender Weise geltend macht, so sind überhaupt die Ermittelungen der oberen Reizgrenze sehr unsicher, und es liegen im Gebiet der Empfindungsstärke über sie noch keine zureichenden Beobachtungen vor. Übrigens ist auch die Reizschwelle bei einigen Sinnesorganen deshalb streng genommen unbestimmbar, weil, wie wir unten sehen werden, permanente schwache Reize existieren, durch die sich die Sinnesorgane fortwährend über der Reizschwelle befinden.

Eine wesentlich andere Bedeutung hat die Unterschiedsschwelle. Unter ihr versteht man den eben merklichen Unterschied zweier Reize, wie er in der Methode der Minimaländerungen direkt gewonnen wird, oder wie man ihn auf Grund der Ergebnisse der Abzählungsmethoden indirekt zu bestimmen sucht. In dieser nächsten Bedeutung als Differenz zweier eben merklich verschiedener Reize nennt man sie auch die absolute Unterschiedsschwelle und unterscheidet davon als relative Unterschiedsschwelle oder Verhältnisschwelle das Verhältnis eines eben merklich verschiedenen Vergleichsreizes zu einem Normalreize. Da sich nun ein Vergleichsreiz Z gegen den Normalreiz R sowohl im Sinne der Reizzunahme wie in dem der Reizabnahme bis zu einer eben merklichen Grenze des Unterschieds abstufen läßt, und da in beiden Fällen das Ergebnis ein verschiedenes sein kann, so scheidet man ferner die Unterschiedsschwelle wieder in eine obere $Z-R$, $(Z > R)$ und in eine untere $R-Z$, $(Z < R)$. Als obere und untere Verhältnisschwellen lassen sich dann die Quotienten $\frac{Z-R}{R}$ und $\frac{R-Z}{R}$ betrachten. An Stelle der absoluten Unterschiedsschwellen zieht man bei der Vergleichung der verschiedenen Stufen einer Reizskala die Verhältnisschwellen im allgemeinen deshalb vor, weil die etwaigen Abweichungen ihrer Werte ein relatives Maß für die auf jeder Stufe vorhandene Fähigkeit der Reizunterscheidung abgeben. Man betrachtet daher auch die Verhältnisschwelle als Maß der Unterschiedsempfindlichkeit, wobei der letztere Ausdruck in Anlehnung an den durch die eben merkliche Reizstärke oder die Reizschwelle meßbare Reizempfindlichkeit gebildet ist. Wie die Bedeutung der Reizschwelle eine wesentliche physiologische, so ist nun aber die der Unterschiedsschwelle in erster Linie eine psychologische. Denn insofern sie ein Maß abgibt für die Fähigkeit der Unterscheidung der durch die Reize ausgelösten Empfindungen, ist sie selbst notwendig von den

Funktionen der Aufmerksamkeit und den diese Funktionen bestimmenden psychischen Einflüssen abhängig.

Vom Standpunkte der »Psychophysik« als einer das Verhältnis der Reize zu den Empfindungen behandelnden Disziplin hat man im Anschlusse an Fechner, dem wir diese praktisch äußerst nützliche Terminologie verdanken, die Begriffe der Reizschwelle und der Unterschiedsschwelle in der Regel als eng zusammengehörige behandelt. Wie die Reizschwelle die bewußten von den unbewußt bleibenden Reizen, so soll danach die Unterschiedsschwelle die bewußt werdenden Empfindungsunterschiede von den unbewußten scheiden. Beide Schwellenbegriffe sollen daher im letzten Grunde eine gleichwertige, aber sich wechselseitig ergänzende Bedeutung für die allgemeine psychophysische Gesetzmäßigkeit besitzen. Geht man nun aber den empirisch leicht festzustellenden Bedingungen nach, von denen die Reizschwelle auf der einen und die Unterschiedsschwelle auf der andern Seite abhängt, so ist es augenfällig, daß jene Voraussetzung nicht zutrifft, daß vielmehr beide Schwellenbegriffe eine durchaus verschiedene Bedeutung besitzen. Die Reizschwelle als die untere Grenze, wo ein Reiz hinreichend groß wird, um eine Empfindung auszulösen, ist in erster Linie von der Reizbarkeit des peripheren Sinnesorgans und in zweiter von dem Zustand des übrigen Sinnesapparates, wie der leitenden sensibeln Bahnen und der Sinneszentren, abhängig. Jede Veränderung, die wir in dem physiologischen Zustand dieser Organe hervorbringen, modifiziert daher wesentlich die Reizempfindlichkeit. Dagegen sind psychische Bedingungen hier nur in verhältnismäßig geringem Grade von Einfluß. Sie können es nur insofern sein, als bei gespannter Aufmerksamkeit noch sehr schwache Reize wahrgenommen werden, die sonst der Beachtung entgehen, und als durch gleichzeitig stattfindende andere Reize eine abziehende Wirkung auf die Aufmerksamkeit ausgeübt wird, wodurch ebenfalls die Reizschwelle um geringe Größen steigen kann. Eben darum sucht man nun aber auch solche modifizierende psychische Momente möglichst fernzuhalten. Demnach ist die Reizschwelle, so gut wie die Reizhöhe, ein wesentlich physiologischer Begriff, und nur in gewissen Ausnahmefällen, wo jene störenden psychischen Momente selbst zu Objekten der Untersuchung werden, kann sie indirekt einen psychologischen Wert gewinnen. Ganz entgegengesetzt verhält es sich mit der Unterschiedsschwelle. Indem sie die Schärfe einer Unterscheidung mißt, ist sie naturgemäß durch die psychischen Funktionen bestimmt, die bei der unterscheidenden Tätigkeit des Bewußtseins in Wirksamkeit treten, also durch die Aufmerksamkeit, durch Assoziationseinflüsse usw. Daneben haben dann allerdings die physiologischen Eigenschaften des Sinnesapparates einen mitbestimmenden Einfluß. Aber nicht dieser ist es, über den wir bei Intensitätsvergleichungen Aufschluß zu gewinnen suchen. Vielmehr steht hier überall der psychologische Zweck im Vordergrund. Reizschwelle und Unterschiedsschwelle liegen also in ihrer Bedeutung für die psychischen Maßmethoden im allgemeinen auf entgegengesetzter Seite: die Reizschwelle auf der physiologischen, die Unterschiedsschwelle auf der psychologischen. Jene bedarf insbesondere bei der Intensität der Empfindungen der Beachtung im allgemeinen nur insofern, als sie auf die Wahl der Reize von Einfluß ist. Die eigentlich psychologischen Probleme stehen dagegen in engster Beziehung zur Unterschiedsschwelle, deren Bestimmung allerdings nicht

die einzige Aufgabe psychischer Messungen, aber doch eine unter andern ist, wenn auch ihr Wert weniger in ihr selbst als in den Folgerungen liegt, die sich aus den Veränderungen ergeben, denen sie unter wechselnden psychologischen Bedingungen unterworfen ist. Für das Studium dieser und anderer Verhältnisse bildet nun schließlich die Verarbeitung der Beobachtungen zu Häufigkeitskurven und die mit deren Hilfe vorgenommene Bestimmung von Mittel- und Hauptwerten eine wichtige Ergänzung der bis dahin erörterten Verfahrungsweisen.

d. Mittelwerte und Hauptwerte. Häufigkeitskurven.

Wo immer man, um den Wert einer Größe möglichst genau zu bestimmen, auf physikalischem oder psychologischem Gebiet wiederholte Messungen ausführt, da sucht man aus den voneinander mehr oder weniger abweichenden Einzelwerten solcher Messungen Mittelwerte zu gewinnen, von denen man voraussetzen darf, daß sie entweder den wirklichen Werten der zu messenden Größen oder aber, wenn diese selbst Schwankungen erfahren sollten, ihren häufigsten Werten so nahe wie möglich kommen. Diesen häufigsten Wert wollen wir als den Hauptwert bezeichnen. Er wird unter einfacheren Bedingungen entweder ganz oder wenigstens sehr nahe mit dem Mittelwert zusammenfallen. Wo irgend die zu messende Größe bedeutendere Schwankungen bietet, da wird aber dies keineswegs von vornherein anzunehmen sein.

Nun braucht nach dem früher Ausgeführten kaum noch bemerkt zu werden, daß der erste dieser Zwecke einer Häufung von Einzelmessungen, nämlich die Gewinnung von Mittelwerten, die den als konstant vorauszusetzenden wirklichen Größenwerten möglichst nahe kommen, bei psychischen Größenmessungen nur eine geringe Rolle spielt, da es konstante Größen hier überhaupt nicht gibt, Mittelwerte also nur die Bedeutung eines zusammenfassenden Ausdrucks für eine große Zahl von Einzelwerten besitzen, die sich in gleichem Maße nach beiden Seiten von jenen erstrecken. Vielmehr besteht die wichtigere Aufgabe in diesem Falle im allgemeinen darin, einerseits die Hauptwerte zu bestimmen, um die die psychischen Größen schwanken, und anderseits die Breite dieser Schwankungen sowie wo möglich die Gesetzmäßigkeit zu ermitteln, nach der sie erfolgen. Alle diese Zwecke erfüllt nun die Konstruktion der Häufigkeitskurven. Unter einer solchen versteht man die geometrische Darstellung der Einzelmessungen einer Größe in Gestalt einer Kurve, auf deren Abszissen die einzelnen Messungsergebnisse ihrer Größe nach aufgetragen sind, während die zugehörigen Ordinaten proportional der Häufigkeit der durch die Abszissen angegebenen Größen genommen werden. Dabei pflegt man die Abszissen von einem mittleren Nullpunkte an, der je nach Umständen dem Mittel- oder dem Hauptwerte entsprechen kann, nach

rechts und links aufzutragen. Danach kann man die Häufigkeitskurve auch als »Streuungskurve« bezeichnen.

Bei der Untersuchung der allgemeinen Bedeutung der Häufigkeitskurven und ihrer psychologischen Verwertung geht man zweckmäßig von den einfacheren Fällen physikalischer Größenmessung aus. Da jede solche Messung eventuell auch unter psychologischen Gesichtspunkten betrachtet werden kann, so tritt die eigentümliche Verschiedenheit der physikalischen und der psychologischen Betrachtung hier am deutlichsten hervor. Wir wollen darum mit dem einfachsten Fall physikalischer Größenbestimmung beginnen, mit dem Fall, wo eine und dieselbe Größe mehrmals nacheinander gemessen wird, und wo zugleich die äußeren physikalischen und physiologischen Bedingungen der Messung, also die Beschaffenheit der Messungsinstrumente, der Zustand der Sinnesorgane usw., als konstant vorausgesetzt werden dürfen. Beispiele dieser Art würde z. B. das wiederholte Messen einer geraden Linie mit dem gleichen Maßstab sein. Die Beobachtung zeigt, daß auch hier die einzelnen Messungsergebnisse um so deutlicher, je feiner die Messungsinstrumente sind, voneinander abweichen. In diesen Fällen, in denen zugleich die möglichste Annäherung des Ergebnisses an den wirklichen objektiven Wert der entscheidende Zweck der Größenmessung ist, braucht nun die Häufigkeitskurve zwar bei verschiedenen Beobachtern oder sogar bei dem gleichen Beobachter zu verschiedenen Zeiten nicht identisch zu sein, indem die Streuung der Werte größer oder kleiner sein kann. Ihre allgemeine Form pflegt aber, so lange nur jene Forderung der Konstanz aller äußeren Bedingungen erfüllt ist, übereinzustimmen. Sie ist stets eine rechts und links von dem Mittelpunkt der Abszissenlinie symmetrisch verlaufende Kurve (Fig. 143), die, wie GAUSS gezeigt hat, das geometrische Bild einer Exponentialfunktion darstellt. Nehmen wir den der mittleren Ordinate c entsprechenden Punkt zum Nullpunkt der Abszissenlinie, so läßt sich ihr die einfache Form geben:

$$y = c \, . \, e^{-h^2 x^2} .$$

Hierbei bedeuten dann die positiven und negativen Werte von x die nach beiden Seiten gerichteten Abweichungen der Beobachtungen von der wirklichen Größe des zu messenden Gegenstandes, und y entspricht an jedem Punkt der Kurve der Häufigkeit der entsprechenden Abweichungen. Mittelwert und Hauptwert fallen bei dieser Kurve zusammen, und der Mittelwert ist das arithmetische Mittel aller Einzelwerte. Dabei ist zugleich $c = \frac{h}{\sqrt{\pi}}$, und h ändert sich auch dann, wenn die äußeren Bedingungen der Beobachtung konstant bleiben, mit den

niemals eliminierbaren subjektiven Schwankungen der Aufmerksamkeit. Indem diese Schwankungen ebenso stark nach der einen wie nach der andern Seite gehen, zeigt dies zugleich, daß sie durch die einfache Ziehung des arithmetischen Mittels eliminiert werden, und daß, wenn nur die Zahl der Beobachtungen groß genug ist, die allgemeine Form der Kurve die gleiche bleibt, ob die Schwankungen der Einzelwerte kleiner oder größer sind, wie dies das Verhältnis der ausgezogenen und der unterbrochenen Kurve in Fig. 143 veranschaulicht. Hiernach bezeichnet man die Größe h als das ›Präzisionsmaß‹, weil diese Größe, solange das einfache Exponentialgesetz die Streuung der Beobachtungen richtig wiedergibt, ein Maß für die Zuverlässigkeit des Resultates und insofern eine wünschenswerte Ergänzung zu der an sich von ihr unabhängigen Bestimmung des Mittelwertes abgibt.

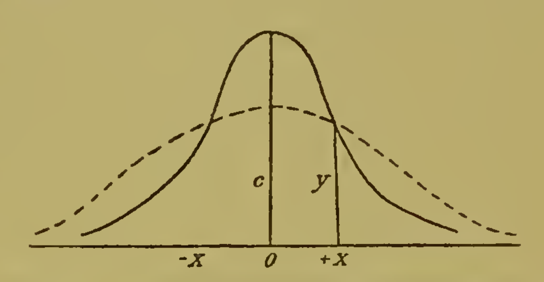


Fig. 143. Regelmäßig variable Schwankungen der Beobachtungen um einen Mittelwert. (Gausssches Gesetz.)

Eine Reihe von Beobachtungen, wie wir sie soeben als einfachsten Fall physikalischer Messung vorausgesetzt haben, ließe sich nun auch in psychologischem Interesse ausführen. Dann würde man aber natürlich eine wiederholte Messung wie die einer Linie mit einem Maßstab nicht mehr vornehmen, um die wirkliche Größe der Linie zu finden; sondern der Zweck könnte nur noch darin bestehen, die subjektiven Bedingungen selbst zu bestimmen, die die Abweichungen der Einzelwerte verursachen. Doch ist klar, daß damit auch die Bedeutung der gewonnenen Werte eine wesentlich andere wird. Die Gewinnung eines Mittelwertes hat an sich jetzt ein geringeres Interesse; insbesondere kann es uns in diesem Fall psychologisch gleichgültig sein, ob der gewonnene Mittelwert dem wirklichen gleich ist oder nicht. Dagegen wird die Streuungskurve, die der Physiker eigentlich nur anwendet, um die Anwendung des arithmetischen Mittels zu rechtfertigen und die Exaktheit der Beobachtungen zu bemessen, eine wichtige, aber wesentlich veränderte Bedeutung gewinnen. Sie ist aus einer objektiven zu einer subjektiven geworden. Kann der Physiker in der Übereinstimmung der Häufigkeitskurve mit dem einfachen Exponentialgesetz einen Beweis dafür sehen, daß alle Einflüsse mit Ausnahme der an die Beobachtungstätigkeit als solche gebundenen ausgeschlossen sind, so wird der Psychologe umgekehrt in der Breite der Schwankungen um den Mittelwert einen Ausdruck für den Umfang der Schwankungen jener Tätigkeit selbst erblicken können. Hier läßt nun die Symmetrie der Häufigkeits-

kurve, die man unter den vorausgesetzten einfachsten Bedingungen erhält, unmittelbar darauf schließen, daß die ebenso oft nach rechts wie nach links gehenden Abweichungen nicht bloß von äußeren Umständen unabhängig sind, darunter auch von dem Zustand der Sinnesorgane, sondern auch von wechselnden assoziativen Einflüssen, wie von der Einwirkung vorangehender Beobachtungen auf nachfolgende und ähnlichen, da die verändernden Bedingungen dieser Art aus naheliegenden physiologischen und psychologischen Gründen nur infolge eines äußerst unwahrscheinlichen Zufalls jemals so regelmäßig verteilt sein könnten, daß sie sich entweder wechselseitig, oder daß gar die verschiedenen Stadien eines und desselben Einflusses sich genau kompensierten. Vielmehr sind diese sonstigen Einflüsse regelmäßig dahin gerichtet, die Beobachtungen vorzugsweise nach einer bestimmten Richtung, nicht nach beiden in gleichem Maße zu verändern. So verändert z. B. die durch Ermüdung der Akkommodation eintretende Undeutlichkeit des optischen Bildes einer Linie diese durchgehends im Sinne einer Vergrößerung ihrer Länge, während der zur Messung bestimmte Maßstab infolge der ihm bei exakten Messungen beigegebenen Sicherungsmittel wie Nonius, Mikrometer u. dergl. nicht oder mindestens nicht in gleichem Grade daran teilnimmt. Wirken alle solche Einflüsse in ihrem Enderfolg in einseitiger Richtung, so muß daher, sobald sie sich in merklicher Weise geltend machen, dies auch an einer Abweichung der Häufigkeitskurve von der regelmäßig symmetrischen Form zu erkennen sein. Demnach können wir umgekehrt schließen: wo uns diese Form entgegentritt, da dürfen wir sie als einen Ausdruck dafür ansehen, daß nur die an die Tätigkeit des Beobachtens unauflöslich gebundenen psychischen Funktionen an jener nach beiden Seiten gleich gerichteten Tendenz zur Abweichung von dem Mittelwert teilnehmen. Auch findet dieser Schluß in der Einfachheit jenes Problems der wiederholten Messung einer in ihrem objektiven Wert konstant bleibenden Größe seine Stütze, da diese Bedingung an und für sich schon die wesentlichsten Einflüsse beseitigt, die außer den unvermeidlichen Schwankungen der Apperzeption selbst überall da sich einzustellen pflegen, wo die Messungsaufgabe eine verwickeltere Beschaffenheit annimmt. In jenem einfachsten Fall können wir sonach den Umfang der Häufigkeitskurve als ein Maß für den Umfang der Aufmerksamkeitsschwankungen betrachten. Das »Präzisionsmaß« wird dann zum Apperzeptionsmaß. Je größer es ist, um so größer ist die Konzentration der Aufmerksamkeit; je mehr die Streuung zunimmt, um so größer umgekehrt die Diffusion der Aufmerksamkeit.

Schon die physikalischen und astronomischen Beobachtungen haben nun aber zu dem Ergebnisse geführt, daß das einfache Exponentialgesetz

oder, wie man es bei der Anwendung auf objektive Größenmessungen nennt, das GAUSSsche Fehlergesetz nur noch als ein annähernder Ausdruck der einzelnen Abweichungen von einem Mittelwerte gelten kann; und die Anwendung auf statistische Untersuchungen hat weiterhin gezeigt, daß es insbesondere überall da unzulänglich wird, wo es sich um die Messung von »Kollektivgegenständen« handelt, d. h. von Objekten, die selbst voneinander abweichen, bei denen man aber gleichwohl in analoger Weise wie bei den wiederholten Messungen eines und desselben Objektes versuchen kann, Mittelwerte zu bestimmen[1]. In solchen Fällen ist natürlich von vornherein nicht anzunehmen, daß sich die Abweichungen von dem Mittelwert um diesen symmetrisch gruppieren, sondern es sind hier die allerverschiedensten Verteilungen möglich. Dann ist aber selbstverständlich das arithmetische Mittel nicht mehr der zu einer solchen Verteilung passende Mittelwert, sondern, um einen solchen Wert zu finden, muß man vor allem das Gesetz kennen, nach dem sich die Objekte ihrer Größe nach ordnen lassen. Dieses Gesetz findet wiederum seinen Ausdruck in einer Häufigkeitskurve, die jedoch nur noch ausnahmsweise mit dem einfachen Gesetz einer symmetrischen Verteilung in der Form der Exponentialfunktion übereinstimmen wird. Nun gehören die Messungsobjekte der Psychologie, die Empfindungen, extensiven Vorstellungen und sonstige psychische Inhalte im allgemeinen zu den »Kollektivgegenständen« im obigen Sinne. Allerdings weicht die bei ihnen mittels der Konstruktion von Häufigkeitskurven zu lösende Aufgabe darin ab, daß man nicht, wie bei den äußeren Kollektivgegenständen, z. B. Rekrutenmaßen, Mortalitätsziffern usw., objektiv verschiedene Werte nach einem bestimmten Verteilungsplan ihrer Größe nach zu ordnen hat. Vielmehr sollen hier, analog wie in dem obigen Beispiel der wiederholten Messung einer Linie, Ergebnisse psychischer Messung, die sich in der Regel jeweils auf einen und denselben objektiven Reiz oder Reizunterschied beziehen, in einer Häufigkeitskurve dargestellt werden. Dabei treten dann die Empfindungen selbst zwar unter einen ähnlichen Gesichtspunkt wie die Exemplare eines objektiven Kollektivgegenstandes, da die psychischen Inhalte als die eigentlich zu messenden Werte gelten. Doch infolge dieser Anwendung auf subjektive Erfahrungsinhalte von wechselnder Beschaffenheit verändern sich zugleich die Aufgaben der kollektiven Behandlung gegenüber denen der objektiven Kollektivmaßlehre ganz im selben Sinne, in dem das Problem der Messung eines äußeren Objektes für den psychologischen Standpunkt ein anderes ist als für den physikalischen. Eine Häufigkeitskurve

[1] BRUNS, Wahrscheinlichkeitsrechnung und Kollektivmaßlehre, 1906, S. 96 ff. G. F. LIPPS, Die Theorie der Kollektivgegenstände, 1902, S. 49 ff.

konstruieren wir nämlich in diesem Fall nicht, um Reizwerte zu bestimmen, die den wirklichen Reizgrößen möglichst nahe kommen, und im allgemeinen nicht einmal in erster Linie um die Größen von Empfindungen und Empfindungsunterschieden zu finden, sondern wesentlich deshalb, weil eine solche Kurve über die Einflüsse und darunter wieder vornehmlich über die psychologischen Einflüsse und über die Stärke, unter denen sie unter verschiedenen Bedingungen auf die Größenbestimmung einwirken, Rechenschaft gibt. Darum sind in diesem Fall aus den früher erörterten, mit dem fließenden Charakter der psychischen Größen zusammenhängenden Gründen die Mittelwerte von verhältnismäßig geringem Interesse. Von größerer Bedeutung sind schon die Hauptwerte, namentlich da, wo sie infolge der Asymmetrie der Kurven nicht mit den Mittelwerten zusammenfallen. Auch verbietet sich eine exakte Bestimmung der Mittelwerte in manchen Fällen schon dadurch, daß eben wegen jener fließenden Natur der Größen nicht selten die Verteilung der Werte zu unregelmäßig ist, um eine Behandlung nach den Prinzipien der Kollektivmaßlehre möglich zu machen. Denn immerhin fordert auch diese eine gewisse Regelmäßigkeit der Resultate. Um so wichtiger werden dann hier die aus der geometrischen Form der Häufigkeitskurve zu entnehmenden Hinweise auf die Bedingungen der stattfindenden Abweichungen und auf die psychologischen Einflüsse, die sich bei der Variation der Bedingungen in der veränderten Form der Kurve verraten. Leider hat die zumeist noch herrschend gebliebene Auffassung der Aufgaben psychischer Größenmessung als einer Zuordnung fester Reizgrößen zu festen Empfindungsgrößen einer solchen psychologischen Verwertung der Häufigkeitskurven bis jetzt im Wege gestanden. Wir müssen uns darum hier darauf beschränken, die allgemeinen Gesichtspunkte hervorzuheben, die in dieser Hinsicht bei künftigen Untersuchungen maßgebend sein dürften.

Geht man von der den einfachsten Fällen physikalischer wie psychologischer Maßbestimmung entsprechenden Form der Häufigkeitskurve (Fig. 143) aus, so sind im allgemeinen in doppelter Weise Abweichungen von dieser Form möglich: erstens kann die Kurve ebenso wie dort ein einziges Maximum besitzen, rechts und links von diesem aber asymmetrisch verlaufen; und zweitens kann die Kurve mehrere Maxima, also einen undulierenden Verlauf darbieten, wobei solche Undulationen entweder bloß einmal oder mehrmals sich wiederholen und die Einzelwellen entweder einander ähnlich oder voneinander abweichend, ferner annähernd symmetrisch oder asymmetrisch sein können. Die erste Form zeigt die Fig. 144, die zweite die Fig. 145, wobei im letzteren Beispiel ein annähernd symmetrischer Verlauf, aber eine etwas verschiedene Höhe der Undulationen vorausgesetzt ist, eine Ungleichheit, die bei den hierher-

gehörigen Häufigkeitskurven psychologischer Art besonders häufig verwirklicht zu sein scheint. Der zunächst hervortretende Unterschied der asymmetrischen Häufigkeitskurve (Fig. 144) von der symmetrischen besteht, wie man sieht, darin, daß in jener der Mittelwert und der Hauptwert nicht zusammenfallen, so daß die nächste Charakterisierung der Kurve eine Ermittelung beider und ihres Abstandes voneinander neben einer Bestimmung des Umfangs der Streuung verlangt. Schon diese drei Angaben können hier wichtige psychologische Anhaltspunkte liefern. Von den beiden ausgezeichneten Ordinaten *m* und *c* der Kurve hat aber der Hauptwert *c* die größere psychologische Bedeutung. Er bezeichnet die bei dem untersuchten Vorgang vorherrschende Tendenz, während der Mittelwert, namentlich nach seiner Lage rechts oder links von dem Hauptwert, nur die Art und Weise charakterisiert, wie sich die den Vorgang beeinflussenden Nebentendenzen, von denen der asymmetrische Verlauf abhängt, um den Hauptwert gruppieren. Dabei bestimmt sich übrigens der Mittelwert *m* nach dem gleichen Prinzip wie bei der symmetrischen Kurve Fig. 143. Er teilt nämlich die ganze von der Kurve umgrenzte Fläche derart, daß die rechts und links von *m* gelegenen Teile des Flächeninhalts einander gleich sind. Im allgemeinen bietet ferner bei den psychischen Maßbestimmungen der Mittelwert ein inkonstanteres Verhalten als der Hauptwert. Dies erklärt sich leicht daraus, daß sich die in dem Hauptwert zum Ausdruck kommende Grundtendenz bei einer Wiederholung der gleichen Messungen zu verschiedenen Zeiten immer wieder geltend machen wird, während jene Nebentendenzen, die von mehr wechselnden äußeren und inneren Einflüssen herrühren, ungleich veränderlicher sind.

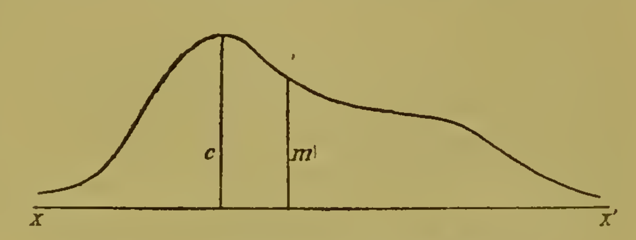


Fig. 144. Asymmetrische Häufigkeitskurve.

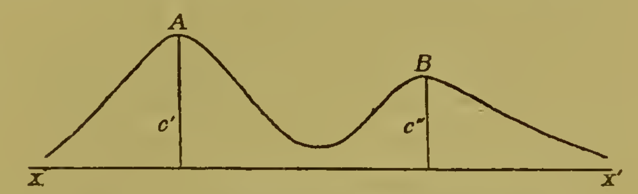


Fig. 145. Undulierende Häufigkeitskurve.

Einen direkten Hinweis auf einen wesentlichen Wechsel der psychischen Bedingungen, der auch die im Hauptwert ausgedrückte Grundtendenz bestimmt, und der sich unter Umständen selbst wieder periodisch wiederholen kann, gibt endlich die undulierende Häufigkeitskurve. Nirgends zeigt sich aber zugleich deutlicher der Unterschied der psycho-

logischen und der physikalischen Verwertung dieser Kurven und mit ihr der ganzen Behandlung der Maßprobleme wie in diesem Fall. Bei physikalischen Messungen wird man zwar ebenfalls, wenn ein und derselbe Gegenstand zu verschiedenen Zeiten periodisch wechselnde Messungsergebnisse lieferte, zunächst einen entsprechenden Wechsel in der Beschaffenheit des Gegenstandes selbst vermuten. Aber wenn allgemeine physikalische Gründe annehmen lassen, daß eine solche Annahme nicht zutreffen kann, so wird man gleichwohl die sonst benutzten Methoden der Ausgleichung auch auf diesen Fall ausdehnen und also z. B. einen die beiden Perioden *A* und *B* (Fig. 145) umfassenden Mittelwert zu gewinnen suchen. Auf psychologischer Seite würde dagegen, auch wenn man sicher ist, daß der Reiz, der die Empfindung oder einen sonstigen psychischen Vorgang erweckt, in allen Einzelbeobachtungen der gleiche bleibt, ein solches Ausgleichungsverfahren offenbar gegenstandslos sein. Denn es ist klar, daß den Kurventeilen *A* und *B* völlig abweichende psychologische Bedingungen zugrunde liegen. Diese mag der Physiker eventuell zu eliminieren suchen, weil sie bei ihm überhaupt nur als Fehlerquellen in Betracht kommen. Der Psychologe, der nach seinem Vorbild verfahren wollte, würde damit gerade die Erscheinungen ausschalten, die den eigensten Gegenstand seiner Untersuchung ausmachen. Hier kann es sich also nur darum handeln, die Mittel- und, sofern asymmetrische Verlaufsformen vorliegen, die Hauptwerte der einzelnen Perioden der Kurve, vor allem aber durch Variation der subjektiven und objektiven Einflüsse die psychischen Bedingungen zu ermitteln, die der Verschiedenheit dieser Formen zugrunde liegen. In der Tat sind es Erscheinungen dieser Art, die, wie wir später sehen werden, bei den Beobachtungen über den Verlauf der in äußeren Reaktionen endigenden Willenshandlungen sowie bei den Erscheinungen des Zeitgedächtnisses solche periodische Abweichungen zu überaus wertvollen Symptomen der Eigenart psychischer Vorgänge machen[1].

Fordert hiernach die undulierende Häufigkeitskurve eine gesonderte Behandlung der einzelnen zusammengehörigen Kurventeile und im Anschlusse daran eine Untersuchung ihrer Unterschiede im Verhältnis zu der gleichzeitig obwaltenden Verschiedenheit der psychischen Bedingungen, so bieten nun im Gegensatze hierzu die einfach asymmetrischen Kurven insofern größere Schwierigkeiten, als hier die Einflüsse, die die Abweichungen veranlassen, in der Regel weniger offen zutage liegen. So fehlt es denn gerade hier noch ganz an einer planmäßigen Verwertung

[1] Vgl. hierzu die Erörterung der sogenannten »Reaktionsversuche« sowie der »Zeitsinnversuche« Abschnitt V, Kap. XVIII.

der Kurven unter psychologischen Gesichtspunkten, und wir müssen uns daher an dieser Stelle darauf beschränken, im Folgenden die hauptsächlichsten der Einflüsse aufzuzählen, die sich der Beobachtung aufdrängen, und deren Verfolgung in dem Ausdruck, den sie in den Formen der Häufigkeitskurve finden, eine Aufgabe künftiger Untersuchungen sein wird.

Die Häufigkeitskurve hat in die psychologischen Maßbestimmungen zunächst nicht in der allgemeinen Form, in der sie oben erörtert wurde, sondern in unmittelbarer Anlehnung an die für die Zwecke physikalischer und astronomischer Messung ausgebildete Methode der kleinsten Quadrate in der Form des in dieser verwendeten Gaussschen Fehlergesetzes Aufnahme gefunden, da man die oben (S. 564) angeführte Exponentialfunktion in der Form des Integrals

$$\Phi(y) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^t e^{-t^2} dt$$

anzuwenden pflegt, wobei t das ebenda definierte Präzisionsmaß h als Faktor enthält. (Siehe unten 4.) Indem Fechner diese Formel auf die von ihm zuerst zu einer exakteren Ausbildung gebrachte Abzählungsmethode anwandte, nahm er stillschweigend an, daß auch in diesem Fall die in Fig. 143 gegebene, der einfachen Exponentialfunktion entsprechende Streuungskurve der Einzelbeobachtungen gültig sei[1]. Als Fechner dann später in seinem posthumen Werk, der »Kollektivmaßlehre«, dem Gedanken einer ähnlichen statistisch-mathematischen Behandlung beliebiger äußerer »Kollektivgegenstände« näher trat, erkannte er, daß hier das gewöhnliche Fehlergesetz nicht überall ausreiche. Er bediente sich daher eines »zweiseitigen Gaussschen Gesetzes«, also einer asymmetrischen Häufigkeitskurve, die in jeder ihrer Hälften der einfachen Exponentialfunktion entsprach[2]. Diese Betrachtungsweise kann aber einerseits in mathematischer Beziehung nur als ein Notbehelf erscheinen; anderseits berücksichtigt sie bloß die freilich augenfälligsten, doch keineswegs alle Asymmetrien, die bei beliebigen Kollektivgegenständen vorkommen können. Von verschiedenen Seiten hat man daher die Kollektivmaßlehre selbst von vornherein auf eine allgemeinere und prinzipiell unangreifbarere Basis zu stellen gesucht, indem man entweder dem Gaussschen Gesetz ein allgemeineres Verteilungsgesetz der stattfindenden Abweichungen substituierte, oder indem man von der Aufstellung eines allgemeinen Verteilungsgesetzes überhaupt abstrahierte und aus der jedesmaligen Verteilung der Fälle den wahrscheinlichsten Mittelwert berechnete. In der ersteren Richtung hat H. Bruns in folgerichtiger Weise die Kollektivmaßlehre ausgebildet. Er ging von dem Gaussschen oder irgend einem andern sich als passend erweisenden einfachen Gesetz aus und ergänzte die dasselbe darstellende Funktion Φ durch die sukzessiv aus ihr derivierten Funktionen zu einer Reihe

$$\Phi + \Phi_1 + \Phi_2 + \Phi_3 \ldots,$$

[1] Fechner, Elemente der Psychophysik, I, S. 104 ff.

[2] G. Th. Fechner, Kollektivmaßlehre, herausgegeben von G. F. Lipps, 1897, S. 371 ff.

von welcher Reihe man je nach Bedürfnis eine kleinere oder größere Anzahl von Gliedern verwenden kann, analog wie man eine FOURIERsche Reihe benützt, um z. B. eine beliebig komplizierte Form einer Tonschwingung darzustellen, wenn eine einfache Sinusschwingung durch das erste Glied ausgedrückt wird[1]. Einen wesentlich andern, aber in der Methode der Reihenentwicklung dem BRUNSschen Verfahren analogen Weg hat G. F. LIPPS eingeschlagen. Er läßt dahingestellt, ob die Streuung der beobachteten Werte überhaupt irgend einem bestimmten Gesetz folge, und geht aus von dem als erster Mittelwert betrachteten arithmetischen Mittel, um dann Mittelwerte zweiter, dritter und höherer Ordnung in einer Reihe zu entwickeln, in welcher das zweite Glied den GAUSSschen mittleren Fehler bedeutet und die folgenden Glieder als die Parameter der zu der Beobachtungsreihe gehörenden weiteren Mittelwertsreihe betrachtet werden[2]. Da man nun, wie oben bemerkt, die auf einen und denselben psychischen Inhalt gehenden psychischen Maßbestimmungen in gewissem Sinne als die einzelnen Glieder eines »Kollektivgegenstandes« ansehen kann, so lag es nahe, die hier geltend gemachten und bei den Messungen objektiver Kollektivgegenstände sich bewährenden Methoden[3] auch auf die psychischen Messungen zu übertragen. Dies ist besonders von G. F. LIPPS mit seiner Mittelwertsreihe geschehen. Er hat auf dieser Grundlage den Versuch gemacht, die psychische Maßlehre im Sinne eines speziellen Anwendungsgebietes der Kollektivmaßlehre zu behandeln[4]. Endlich hat ALFR. LEHMANN, von der Voraussetzung einer beliebigen Streuung der Einzelbeobachtungen um irgend einen Mittelwert ausgehend, ein Interpolationsverfahren vorgeschlagen, auf Grund dessen aus jeder beliebigen Form der Häufigkeitskurve die wahrscheinlichen Fehler und Konstanten bestimmt werden können[5]. Auch hat LEHMANN bereits darauf hingewiesen, daß die auf Grund der Fehlertheorie vorgeschlagenen Verfahrungsweisen zur Berechnung von Unterschiedsschwellen ohne praktischen Wert seien, weil bei ihnen auf die tatsächlichen Unregelmäßigkeiten der Häufigkeitskurven keine Rücksicht genommen sei. Dazu kommen nun aber noch zwei Momente, die den Wert des statistischen Verfahrens auf psychologischem Gebiet überhaupt in relativ enge Grenzen einschließen. Erstens lassen sich, auch wenn alle äußeren Einflüsse konstant bleiben, die Faktoren des Bewußtseins selbst nicht konstant erhalten, und unter ihnen vor allem auch die nicht, die von vornherein als uneliminierbar bei jeder Messung anerkannt werden müssen, die der Apperzeption. Lange ehe es psychische Maßmethoden gab, haben schon die Astronomen bei ihren Zeitbestimmungen stellarer Erscheinungen konstatiert, daß jene subjektiven Faktoren, die in diesem Fall in der »persönlichen Differenz« der Beobachter ihren Ausdruck finden, teils fortwährenden Schwankungen, teils aber auch in längeren Zeiten stetigen Änderungen unterworfen sind. Wenn daher die zu verschiedenen Zeiten ausgeführten Beobachtungsreihen schon in bezug auf ihre objektiven Ergebnisse nur unter Vorbehalt mit einander vergleichbar

[1] H. BRUNS, Zur Kollektivmaßlehre, Phil. Stud., Bd. 14, 1898, S. 339 ff. Wahrscheinlichkeitsrechnung und Kollektivmaßlehre, 1906, S. 108 ff.

[2] G. F. LIPPS, Die Theorie der Kollektivgegenstände, 1902. (Phil. Stud., Bd. 17.)

[3] Vgl. hierzu hinsichtlich der BRUNSschen Reihe F. WERNER, Phil. Stud., Bd. 15.

[4] G. F. LIPPS, Die psychischen Maßmethoden, 1906. Dazu Archiv für die ges. Psychologie, Bd. 3, 1904, S. 153 ff.

[5] ALFR. LEHMANN, Lehrbuch der psychologischen Methodik, 1906.

sind, so gilt dies natürlich in noch viel höherem Grade da, wo es sich eben um die Untersuchung jener subjektiven Faktoren selbst handelt. Mittelwerte aus Beobachtungsreihen zu bestimmen, die weit voneinander abliegenden Zeiten angehören, hat deshalb teils gar keinen, teils nur einen bedingten Wert. Aus diesem Grunde verdienen für weitaus die meisten psychologischen Zwecke Methoden, die auf die Gewinnung exakter Werte innerhalb kürzerer Zeiten unter bestimmt begrenzten Bedingungen gerichtet sind, den Vorzug vor solchen, bei denen es auf eine Sammlung einer sehr großen Zahl, eben darum aber durchweg unter sehr abweichenden Bedingungen stattfindender Beobachtungen abgesehen ist. Mit der unterschiedslosen Elimination dieser Bedingungen wird zugleich ein wesentlicher und im allgemeinen der wichtigste Teil der psychologischen Probleme selbst eliminiert. Zweitens besitzen irgend welche Mittelwerte für die intensiven oder extensiven psychischen Größen überhaupt eine verhältnismäßig geringe Bedeutung gegenüber der qualitativen Natur der Inhalte einerseits und den mannigfachen, unter wechselnden Bedingungen eintretenden Veränderungen anderseits. Die Überschätzung solcher Mittelwerte beruht daher auf derselben Verwechselung der Aufgaben psychischer Messung mit denen der physikalischen Konstantenbestimmung, wie sie durch die unveränderte Übertragung der Methoden der Fehlerelimination auf das psychologische Gebiet zur Elimination der psychologischen Aufgaben selber zu führen pflegt. Unter diesen Umständen darf man sich daher auch nicht wundern, daß die Versuche einer Verwertung der allgemeinen Gesichtspunkte der Fehlertheorie und der Kollektivmaßlehre für psychologische Zwecke zumeist erfolglos gewesen sind. So ist vor allem die Verwendung des Gaussschen Fehlergesetzes zur Berechnung der »Unterschiedsschwelle« gescheitert, wie wir bei der näheren Betrachtung der einzelnen Methoden noch sehen werden. Nicht minder hat aber der Versuch, die Φ-Reihe oder die Reihe der Mittelwertspotenzen anzuwenden, zu dem Ergebnis geführt, daß die psychischen Maßresultate in keinem einzigen Fall die auch für die Anwendung dieser Methoden immerhin erforderliche Regelmäßigkeit sogar unter den denkbar günstigsten Beobachtungsbedingungen zeigen[1]. So verdienstvoll daher diese Erweiterungen für die Lösung der Aufgaben der Kollektivmaßlehre sind, so erweisen sie sich doch im wesentlichen als unanwendbar für die Psychologie, da sich eben, wie die Erfahrung zeigt, die psychischen Größenbeziehungen nie oder nur unter Bedingungen, die wahrscheinlich niemals vollständig erfüllt sind, schlechthin als ein Anwendungsgebiet der für die statistische Untersuchung objektiver Messungsergebnisse ausgebildeten Kollektivmaßlehre betrachten lassen. Für psychologische Zwecke ist daher vor allem die geometrische Darstellung der aus einer größeren Beobachtungsreihe gewonnenen Häufigkeitskurven anzuraten, worauf man dann zunächst qualitativ die an diesen hervortretenden Eigenschaften unter Zuhilfenahme der Ergebnisse der unmittelbaren subjektiven Beobachtung in ihren Abhängigkeitsverhältnissen zu untersuchen hat, um schließlich, wo sich die Möglichkeit bietet, eine quantitative Prüfung der Haupt- und der Mittelwerte sowie der Form der Kurve wiederum mit Rücksicht auf ihre psycho-

[1] Vgl. hinsichtlich der Φ-Reihe E. Mosch, Phil. Stud., Bd. 14, S. 495, hinsichtlich der Mittelwertsmethode Hans Keller, Psycholog. Stud., Bd. 3, 1907, S. 60, sowie Alfr. Lehmann, a. a. O., S. 101 Anm.

logische Bedeutung zu unternehmen. In letzterer Beziehung ist natürlich zu beachten, daß die genauere Form der Kurve von den ihrer Konstruktion zugrunde gelegten Größeneinheiten der Abszissen und Ordinaten abhängig ist. Dies fällt namentlich deshalb ins Gewicht, weil eine aus statistischen Abzählungen gewonnene Kurve an sich keinen stetigen Verlauf hat, sondern einen solchen erst dadurch gewinnt, daß man zu den in bestimmten Abständen gewählten Teilungspunkten der Abszissen die zugehörigen Ordinatenpunkte bestimmt, worauf das so gewonnene Punktsystem nachträglich durch die Verbindung der Punkte zu einer stetigen Kurve wird. Dies ist namentlich für die Wahl der Abszissen von Bedeutung. Wählt man deren Werte zu klein, so gehen in die Kurve viele kleinere Oszillationen ein, die von irregulären und psychologisch bedeutungslosen Unregelmäßigkeiten herrühren können. Wählt man umgekehrt die Abszissenwerte zu groß, so kann die charakteristische Form des Verlaufs der Kurve mehr oder weniger verwischt werden. Darum ist die richtige Wahl der Abszissenpunkte mit der ihr parallel gehenden Zusammenlegung benachbarter Werte nicht unwesentlich. Diese Wahl selbst hängt aber von den jedesmaligen Bedingungen der Untersuchung ab[1].

e. Physiologische und psychologische Einflüsse bei psychischen Messungen.

1) Physiologische Einflüsse. Sie können sich natürlich je nach der Beschaffenheit der die Empfindungen auslösenden Reize in sehr verschiedener Weise geltend machen. Auf die insonderheit dem Gebiet der Qualität der Empfindungen angehörenden Bedingungen werden wir im nächsten Kapitel zurückkommen. An dieser Stelle wollen wir uns auf diejenigen Einflüsse beschränken, die der Intensität der Empfindung angehören, nicht bloß weil sie uns hier zunächst angehen, sondern auch weil sie das einfachste und im wesentlichen gleichförmigste Verhalten darbieten. Nun hat nach den allgemeinen Gesetzen der Nervenerregung jeder Reiz eine Nachwirkung im Gefolge, die sich als Nachdauer der Empfindung zu erkennen gibt. Die allgemeine Mechanik der Nervensubstanz hat bereits gezeigt, daß diese Nachwirkung noch längere Zeit besteht, nachdem am Muskelnerven die von ihm ausgelöste Muskelzuckung vorübergegangen ist. Sie äußert sich hier in einer allmählich abnehmenden und zuletzt wieder dem ursprünglichen Zustand weichenden Steigerung der Reizbarkeit[2]. Diese ist aber nicht minder bei den Sinneserregungen zu beobachten. Während dabei zugleich mehr oder minder deutlich die später zu erörternden Oszillationen der Empfindung eingreifen, macht sich allgemein eine Steigerung der Reizbarkeit für einen nachfolgenden Reiz geltend. Die Erscheinung läßt sich am leichtesten nachweisen, wenn man zwei Reize von gleicher Stärke unter genau den gleichen

[1] Vgl. R. Bergemann, Psychologische Studien, Bd. 1, 1905, S. 186 ff.
[2] S. oben S. 106 ff.

äußeren Bedingungen in kurzen Intervallen einander folgen läßt. Es erzeugt dann der zweite Reiz *B* eine intensivere Empfindung als der erste Reiz *A*. Bei wachsendem Intervall zwischen *A* und *B* nimmt allerdings diese Nachwirkung ab. Die Beobachtung zeigt aber, daß sie innerhalb der in der Regel bei Intensitätsvergleichungen angewandten Intervalle selbst bei den am raschesten absinkenden Reizen, den momentanen Schalleindrücken, noch deutlich zu bemerken ist[1]. Wählt man dagegen, um dem zu entgehen, das Intervall so groß, daß die Nachwirkung sicher vorübergegangen ist, so entsteht nun durch den jetzt zur Geltung kommenden Einfluß der Gedächtnisfunktionen eine Erschwerung der Vergleichung, die es im allgemeinen nicht gestattet, das Intervall über die Grenze der letzten Nachwirkungen der Erregung auszudehnen. Man kann daher annehmen, daß alle Intensitätsmessungen der durch diese physiologischen Nachwirkungen bedingten Abweichung der Empfindungen von den gesuchten Werten unterliegen. Diese Abweichung besteht aber bei den Abstufungsmethoden in einer Verminderung der oberen und in einer Vergrößerung der unteren Unterschiedsschwelle, bei den Abzählungsmethoden in einer Vermehrung der Ungleichheitsurteile bei vorausgehendem schwächerem und in einer Verminderung derselben bei vorausgehendem stärkerem Reiz. Bei den Abstufungsmethoden kann jener Einfluß im allgemeinen als eliminiert gelten, wenn in jedem Versuch eine auf- und eine abwärts gehende Reihe von Abstufungen angewandt wird, wie wir dies als eine stets zu befolgende Regel kennen lernen werden; bei den Abzählungsmethoden dagegen muß, da bei ihnen zur Verhütung störender psychologischer Einflüsse eine unregelmäßige wechselnde Reizfolge gewählt wird, der Experimentator von vornherein durch einen angemessenen Verteilungsplan für eine solche Elimination Sorge tragen.

Eine zweite Art physiologischer Einflüsse macht sich bei denjenigen Maßbestimmungen geltend, die sich nicht auf einfache Empfindungen, sondern auf extensive räumliche Vorstellungen des Tast- oder Gesichtssinns beziehen. Hier pflegen die physiologischen Eigenschaften des Sinnesorgans Abweichungen je nach der räumlichen Lage der Reize herbeizuführen. Da z. B. infolge der später zu erörternden »konstanten Täuschungen des Augenmaßes« eine vom Mittelpunkt des Sehfelds aus nach oben gezogene Linie größer erscheint als eine abwärts gerichtete, die äußere Hälfte einer Geraden größer als die innere, so beeinflussen diese Ungleichheiten des Sehfeldes selbstverständlich alle Größenvergleichungen, bei denen überhaupt die zu vergleichenden Größen eine verschiedene Lage besitzen[2]. Wo es sich nicht darum handelt, diese

[1] Paul Starke, Phil. Stud., Bd. 3, 1886, S. 302.
[2] Vgl. unten Abschn. III, Kap. XIV.

Abweichungen selbst zu bestimmen, da kann man sie aber in analoger Weise wie die Nachwirkungen der Erregung dadurch eliminieren, daß man die subjektive Vergleichung der Raumgrößen bei wechselnder Raumlage ausführt und aus den Ergebnissen das Mittel nimmt.

2) Assoziative Einflüsse. Sie zerfallen wieder in verschiedene Klassen, die, wenn sie zusammenwirken, zum Teil sich wechselweitig kompensieren können, die aber niemals, wie zumeist die physiologischen Einflüsse, von vornherein durch eine eigens darauf angelegte Anordnung der Beobachtungen einer Elimination unterworfen werden dürfen, sondern da sie sämtlich selbst ein psychologisches Interesse in Anspruch nehmen, das nicht selten dem Wert der bei ihrer Elimination berechneten Mittelzahlen überlegen ist, eine eigens auf sie gerichtete Untersuchung erheischen. Ordnen wir diese Assoziationseinflüsse nach der steigenden Verwickelung der Prozesse und unter Ausscheidung der unten zu besprechenden apperzeptiven Momente, so lassen sich die folgenden drei unterscheiden:

a. Assimilationswirkungen. Ein Eindruck pflegt im allgemeinen assimilierend auf einen nachfolgenden, ihm qualitativ und quantitativ nahekommenden einzuwirken, sofern nicht entgegengerichtete assoziative oder apperzeptive Einflüsse dies hindern. Diese letzteren Einflüsse bedingen es zugleich, daß die assimilative Wirkung in relativ enge Grenzen eingeschlossen ist, so daß sie nur bei sehr geringen Unterschieden der verglichenen Größen eintritt. Unterstützt wird aber die Wirkung durch eine zusammengesetztere Beschaffenheit der Größen. Die Assimilation ist daher verhältnismäßig klein bei einfachen Empfindungen, wo sie aber immerhin in der Vulgärpsychologie der Psychophysiker fälschlich unter dem Namen der »Gewöhnung« an eine Urteilsweise eine Rolle spielen dürfte. In höherem Grade macht sie sich bei extensiven Vorstellungen geltend, wo wir sie später als ziemlich häufig vorkommende Assoziationstäuschung kennen lernen werden[1].

b. Kontrastwirkungen. Sie sind bei der Vergleichung von Qualitätsgraden in allen Sinnesgebieten von Einfluß, am meisten beim Gesichtssinn, wo sie durch gewisse physiologische Kontaktwirkungen zwischen den Erregungen benachbarter Netzhautelemente unterstützt werden[2]. Sie fehlen aber auch bei den andern Sinnesqualitäten sowie bei den Intensitätsvergleichungen nicht und werden durch die bei den psychischen Messungen im allgemeinen obwaltenden Bedingungen unterstützt. Der psychologische Kontrast ist nämlich, ebenso wie die ent-

[1] Vgl. unten Abschn. III, Kap. XIV und XV.
[2] Vgl. unten Kap. X, 4.

gegengesetzt wirkende Assimilation, in gewisse Grenzen eingeschlossen, hier aber in dem Sinne, daß kein Kontrast, sondern eventuell Assimiation eintritt, wenn der Unterschied der verglichenen Größen unter einen sehr kleinen, um die Grenze des eben Merklichen liegenden Wert sinkt, und daß er dagegen, sobald ein übermerklicher Wert erreicht ist, sehr bald ein Maximum zeigt, um dann wieder rasch abzunehmen und auf null zu sinken[1]. Da sich nun die psychischen Größenvergleichungen vermöge der früher (S. 546 ff.) erörterten Bedingungen des psychischen Maßes in der Regel um die Grenzen der unmerklichen und übermerklichen Unterschiede bewegen, so sind hier Kontrastwirkungen nicht selten zu beobachten, und sie stehen zugleich zu den Assimilationswirkungen in dem eigentümlichen Verhältnisse, daß die Angleichung bei einem bestimmten Punkt plötzlich in den Kontrast umzuschlagen pflegt. Wie die Assimilation, so ist nun auch wieder der psychologische Kontrast wesentlich stärker ausgeprägt bei den extensiven Vorstellungen, als bei den einfachen Empfindungen. So bilden sie ebenfalls eine bemerkenswerte Klasse räumlicher Größentäuschungen. Als Zeittäuschungen aber sind sie gerade bei Beobachtungen über die Vergleichung von Zeitgrößen zum erstenmal entdeckt[2]. Naturgemäß müssen nun diese Einflüsse, ob sie bei intensiven oder extensiven Größenbestimmungen auftreten, überall da, wo man auf Grund zahlreicher Versuche Häufigkeitskurven entwirft, Asymmetrien der letzteren bewirken. Auch ist nicht anzunehmen, daß etwa die Kontraste und die Assimilationen sich ausgleichen werden, da beide unter wesentlich abweichenden Bedingungen entstehen.

c. Wiedererinnerungsvorgänge. Sie bilden bereits den Übergang zu den bei den Größenschätzungen wirksamen Apperzeptionsprozessen. Aber da die Wiedererinnerung doch in erster Linie unter dem Einfluß der Assoziation steht, so daß sie auch bei konstant bleibenden Aufmerksamkeitsbedingungen nicht unerheblich variieren kann, so kann sie zweckmäßig hierher gestellt werden. In der Tat schließen diese Einflüsse unmittelbar an die assimilativen sich an. Assimilationen und Kontraste entstehen überall da, wo die zu vergleichenden psychischen Größen in so kurzen Intervallen einander im Bewußtsein folgen, daß wir annehmen dürfen, die mit wachsender Zeit allmählich zunehmende Verminderung der Reproduktionstreue sei verschwindend klein. Die

[1] Für das Gebiet der Lichtempfindungen, und zwar der Qualitäten wie der Intensitäten, wo vermöge der in Kap. X zu erörternden Bedingungen alle Intensitäts- zugleich Qualitätsunterschiede sind, gelten allerdings diese Grenzen nur, wenn man die in Wirklichkeit nie ganz auszuschließenden, aber doch, wie wir sehen werden, gerade durch die Herabsetzung der Empfindungsintensität auf ein Minimum zu reduzierenden physiologischen Kontakterregungen so weit wie möglich vermindert.

[2] Estel, Phil. Stud., Bd. 2, 1885, S. 52 ff. Vgl. auch unten Abschn. III, Kap. XV.

allgemeine Bedingung für die Wirksamkeit der Reproduktionseinflüsse besteht also darin, daß genaue Größenvergleichungen wegen der Unmöglichkeit den zu vergleichenden Größen in einem und demselben Augenblick eine maximale Aufmerksamkeit zuzuwenden, stets nur bei sukzessiver Apperzeption möglich sind. Dies gilt auch für solche Fälle, wo die Eindrücke objektiv simultan einwirken, wie dies bei irgend welchen im Raum verteilten intensiven oder extensiven Reizen stattzufinden pflegt. Denn auch dann kann die Vergleichung in der Regel nur bei einer hin- und hergehenden Bewegung des Blicks und der Aufmerksamkeit stattfinden, die, selbst wenn sie mehrmals nach einander gestattet wird, doch immer in der gleichen Weise wiederholt werden muß, falls die Bedingungen der Einzelbeobachtungen die gleichen bleiben sollen[1]. Nun muß bei jeder Vergleichung sukzessiv gegebener Größen, wie sie auch ausgeführt werden möge, unter allen Umständen jene untere Grenze eingehalten werden, bei der die physiologische Nachwirkung auf das aus sonstigen Gründen zulässige Maß vermindert wird. Dagegen bleibt die obere Grenze des Intervalls je nach den sonstigen Bedingungen und Zwecken der Beobachtung variabel, so daß sie zwischen einem Wert, bei dem die Gedächtniseinflüsse als verschwindend klein gelten können, und größeren Werten, bei denen sie einen wachsenden Einfluß gewinnen, wechseln kann. Letzteres geschieht im umfassendsten Maße da, wo die Wiedererkennungs- und Wiedererinnerungsvorgänge selbst die Objekte der Untersuchung bilden. Aber abgesehen hiervon, können sie auch sonst Wirkungen äußern, die teils in einer bestimmten Richtung die nachfolgende gegenüber der vorangehenden Größe verändern und bei der Anlegung von Häufigkeitskurven eine vermehrte Streuung mit asymmetrischer Verteilung bewirken. Die so entstehenden Abweichungen zeigen sich in einer Form, die zugleich als prototypisch für andere Fälle gelten kann, bei den reproduktiven Veränderungen der Zeitvorstellungen selbst. Läßt man nämlich in einem Moment a durch die Einwirkung eines Reizes Z von bestimmter Zeitdauer eine Zeitvorstellung A entstehen, und sucht man dann in beliebig späteren Momenten b, c, d . . . dieselbe Zeitvorstellung A nach der Erinnerung herzustellen, die mittels einer zeitregistrierenden Vorrichtung aufgezeichnet wird, so werden die so gewonnenen objektiven Zeitstrecken

[1] In Wirklichkeit kann von einer simultanen Vergleichung nur in den seltenen Fällen die Rede sein, wo bei räumlichen Eindrücken diese in so dichter Nähe auf die Haut oder das Auge einwirken, daß sie einen einzigen zusammengesetzten Eindruck bilden, dessen Bestandteile gleich scharf apperzipiert werden können. Überall sonst, wo man zuweilen von simultaner Vergleichung redet, ist diese eine unregelmäßig sukzessive, wobei dann Nachbilder und andere störende Momente die Beobachtung so sehr beeinträchtigen, daß diese Versuchsmethode im allgemeinen als eine fehlerhafte betrachtet werden muß.

Z_1, Z_2, Z_3 . ., die der erinnerten A entsprechen, immer unsicherer, und die Werte der Z vermindern sich außerdem bis zu einer gewissen Grenze gegenüber dem Ausgangswert, d. h.: die Streuung der Häufigkeitskurve wird größer und größer, während zugleich eine Abweichung in konstanter Richtung sich einstellt, die, weil sie selbst ein wichtiger psychologischer Tatbestand ist, hier, wie in allen andern Gedächtnisversuchen, den Hauptgegenstand der Untersuchung ausmacht. Soll nun die Vergleichung in andern Fällen von diesem bis zu einem gewissen Grade unvermeidlichen Einfluß der Reproduktion befreit werden, so pflegt man die beiden zu vergleichenden Größen A und B, z. B. zwei Empfindungsintensitäten, in wechselnder Zeitfolge einwirken zu lassen und aus den bei den Anordnungen AB und BA beobachteten Werten das Mittel zu nehmen. Diese sogenannte »Elimination des Fehlers der Zeitlage« führt jedoch andere Abweichungen mit sich, von denen im allgemeinen nicht vorauszusetzen ist, daß sie sich mit den zu ihnen wesentlich disparaten Reproduktionseinflüssen ausgleichen. Sie gehören bereits der folgenden Form psychologischer Einflüsse an.

3) Apperzeptive Einflüsse. Die Apperzeption bildet einen so integrierenden Bestandteil einer jeden Größenvergleichung, daß die von ihr ausgehenden Bedingungen im allgemeinen als die vorherrschenden zu betrachten sind. Das erhellt schon daraus, daß die Häufigkeitskurve, die in ihrer Verlaufsform als ein Maß für die stattfindenden äußeren und inneren Einflüsse betrachtet werden darf, da, wo sie die denkbar einfachste symmetrische Gestalt darbietet (Fig. 143, S. 565), als der Ausdruck einer nach Beseitigung aller sonstigen abändernden Bedingungen nur noch unter der ausschließlichen Wirkung der Schwankungen der Apperzeption selbst stattfindenden Streuung gedeutet werden kann. In allen Fällen, mögen sie nun isoliert oder, wie jedenfalls in der ungeheuren Mehrzahl, in Verbindung mit den andern Einflüssen auftreten, zerfallen nun aber die Apperzeptionseinflüsse wieder in verschiedene Momente, die wir am zweckmäßigsten nach den Hauptfaktoren sondern, die einen Apperzeptionsakt zusammensetzen.

a. Spannung der Aufmerksamkeit. Sie ist die Grundbedingung, ohne die eine irgendwie verwertbare Größenvergleichung überhaupt unmöglich ist. Aber sie ist kein Zustand, der längere Zeit in konstanter Höhe andauern könnte, sondern ein auf- und abwogender Vorgang, bei dem wir den Anstieg der Spannungskurve zum Höhepunkt und ihren Abfall unterscheiden. Eine Größenvergleichung unter gleichförmigen und möglichst günstigen Apperzeptionsbedingungen setzt daher voraus, daß die Auffassung einer jeden der zu vergleichenden Größen möglichst mit dem Höhepunkt dieser Spannungskurve zusammenfällt,

was, da jede exakte Vergleichung, wie schon oben bemerkt, eine sukzessive Apperzeption voraussetzt, zugleich in sich schließt, daß die beiden Spannungskurven, die einem Vergleichungsvorgang entsprechen, zu gleicher Höhe ansteigen müssen. Das ist im strengsten Sinne natürlich kaum jemals zu erreichen, und es ist daher ein großer Teil der Schwankungen der Beobachtung schon hierauf zurückzuführen. Außerdem hat nun aber der Eintritt einer zu messenden Empfindung oder Vorstellung in das Bewußtsein in einem dies- oder jenseits vom Maximum liegenden Stadium regelmäßig zur Folge, daß in solchen Momenten verminderter Aufmerksamkeitsspannung die assoziativen Einflüsse wirksamer sind. Unter ihnen kommen im aufsteigenden Teil der Kurve hauptsächlich Assimilation und Kontrast in Betracht, von denen bei kleinsten Unterschieden jene, bei etwas größeren dieser (S. 577), beide in entgegengesetztem Sinne die Unsicherheit der Vergleichung erhöhen, während der Kontrast überdies auch noch durch die Überraschungsgefühle gehoben wird, die einen vorzeitig zur Apperzeption sich drängenden Eindruck begleiten. Fällt der Eindruck in den absteigenden Teil der Spannungskurve, so treten dagegen die Reproduktionseinflüsse in den Vordergrund. Neben der zunehmenden Unsicherheit macht sich so auch bei Intensitätsmessungen die Tendenz einer relativen Unterschätzung der bei abnehmender Aufmerksamkeit einwirkenden Inhalte geltend. Da alle diese Einflüsse des Spannungswechsels der Aufmerksamkeit sowohl bei der ersten wie bei der zweiten der sukzessiv zur Vergleichung gebotenen Größen eintreten können, so eröffnet sich hier ein Spielraum von Abweichungen, die bei oft wiederholten Beobachtungen kaum jemals vollkommen sich ausgleichen werden, unter allen Umständen aber den Umfang der Streuungen und die Asymmetrie der Häufigkeitskurve begünstigen.

Außer diesen Einwirkungen auf die allgemein die Größenvergleichung beeinflussenden assoziativen Prozesse je nach dem Zusammentreffen des Vergleichungsaktes mit den einzelnen Teilen des Verlaufs der Aufmerksamkeitsspannung bringt nun endlich die Gebundenheit der exakten Größenvergleichung an die Sukzession der Inhalte eine weitere Bedingung mit sich, deren Einfluß weit über das Gebiet der psychischen Größenmessung sich erstreckt, bei dieser aber doch eine besonders große Bedeutung besitzt. Schon bei objektiven Maßbestimmungen pflegt man nämlich, wenn zwei Größen miteinander verglichen werden sollen, von denen die eine feststeht, die andere veränderlich ist, jene zuerst und die andere an zweiter Stelle der Messung zu unterwerfen. Man kann dies in der Regel ausdrücken: wo immer zwei Größen im Verhältnis einer Normalgröße und einer Vergleichsgröße zu einander stehen, da pflegt die Maßbestimmung der Normalgröße der Vergleichsgröße vorauszugehen.

Diese Regel würde vollkommen willkürlich sein, wenn sie nicht in den Vorgängen des Maßverfahrens selbst ihren psychologischen Grund hätte. Auch kann man sie nicht etwa darauf zurückführen, daß unser Interesse in erster Linie der Normalgröße zugewandt wäre, da meist vielmehr das Gegenteil zutrifft. Dagegen liegt ein zureichender Grund für diese Gewohnheit in den Spannungsgesetzen der Aufmerksamkeit. Wenn es für eine exakte Messung notwendig ist, daß die Spannungskurve ihren Höhepunkt erreicht habe, so wird dieser Forderung wiederum am besten genügt, wenn die Größe selbst, auf die die Aufmerksamkeit sich einstellen muß, annähernd schon zuvor bekannt, oder, wo dies unmöglich sein sollte, wenn mindestens die Richtung bekannt ist, in welcher der zu bestimmende Inhalt im Vergleich mit einem vorangegangenen abweicht. Die Normalempfindung weist also der Aufmerksamkeit die Richtung und in einem gewissen Grade zugleich die Höhe an, bis zu der die Spannung gehen muß, wenn die Vergleichung so genau wie möglich erfolgen soll. Auf diese Weise steht jene Gewohnheitsregel in engster Beziehung zu der Tatsache, daß die Spannung der Aufmerksamkeit, abgesehen von ihren sonstigen Bedingungen, immer zugleich eine Funktion des Inhaltes ist, auf den sie sich bezieht: sie ist ebenso eine andere bei der Richtung auf einen starken und einen schwachen Eindruck, wie bei der Richtung auf Schall oder Licht usw. Demnach ist bei der Vergleichung zweier Empfindungen stets die Apperzeption der zweiten bevorzugt, sofern beide annähernd übereinstimmende Spannungswerte der Aufmerksamkeit verlangen und die etwaigen Richtungsunterschiede derselben zuvor bekannt sind. Die Abstufungsmethoden, bei denen diese Bedingungen zutreffen, haben daher auch in diesem Punkte einen Vorzug vor den Abzählungsmethoden, bei denen von Versuch zu Versuch die Einstellung in unvorhergesehener Weise wechseln muß.

b. Äußere und innere Störungen der Aufmerksamkeit. Alles was den regelmäßigen Ablauf der Spannungen der Aufmerksamkeit und damit teils die Spannungsenergie, teils die Koinzidenz ihres Höhepunktes mit der Apperzeption einer jeden der zu vergleichenden Größen hindert, beeinträchtigt das Resultat der Größenvergleichung. Dabei sind aber die Wirkungen solcher distrahierender Einflüsse naturgemäß äußerst wechselnde, weil sie gleichzeitig von der Art und Weise abhängen, wie die störenden Momente selbst sich zur Apperzeption drängen. Die entstehende Wirkung ist eine Resultante aus einer Anzahl ineinander eingreifender Apperzeptionstendenzen, die sich im einzelnen meist der näheren Nachweisung entziehen, in ihrem Endeffekt aber zu einer gewaltigen Streuung der Einzelwerte und zu mehr oder minder starken Asymmetrien der Häufigkeitskurven führen können. Auf den inneren Störungen solcher Art,

die aus unwillkürlichen Assoziationen mit oft fernliegenden Vorstellungen und aus begleitenden Affekten entspringen, beruhen zum größten Teil die Wirkungen der Ermüdung, die hier so wenig wie bei andern die Aufmerksamkeit in Anspruch nehmenden Beobachtungen ein einheitlicher Vorgang ist, sondern sich aus den verschiedensten Elementen zusammensetzt. Je nach individueller Anlage können nun solche Störungen in den verschiedenen Stadien einer Beobachtungsreihe in sehr verschiedenem Maße eintreten, und da psychische Maßbestimmungen nicht, wie physikalische Messungen, entweder unmittelbar an unverändert bleibende objektive Größen gebunden sind oder leicht zu solchen in Beziehung gebracht werden können, so ist hier ein annähernd konstant bleibender Zustand der Aufmerksamkeit zur Ausführung verwertbarer Größenvergleichungen ein weit dringenderes Erfordernis. Zugleich machen aber diese Verhältnisse die individuelle Anlage des Beobachters zu einem sehr viel wichtigeren Faktor, was sich teils darin ausspricht, daß eine mehr oder minder lange Einübung, die vorzugsweise wieder in einer Erziehung der Aufmerksamkeit besteht, unentbehrlich ist, teils darin, daß es Personen gibt, die unter Umständen als physikalische Beobachter vollkommen brauchbar sein können, es aber wegen der nicht zu überwindenden fluktuierenden Beschaffenheit ihrer Aufmerksamkeit zu exakten psychologischen Beobachtungen niemals bringen.

c. Oszillationen der Aufmerksamkeit. Nicht bloß die fortwährend einwirkenden äußeren Störungen und die assoziativen Ablenkungen erschweren jedoch eine exakte psychologische Beobachtung, sondern in der Natur der Aufmerksamkeit selbst liegt eine Quelle von Abweichungen, die berücksichtigt werden müssen, wenn die Beobachtung nicht in die Irre gehen soll. Diese der Aufmerksamkeit selbst immanenten Störungen hängen auf das engste mit der oben erörterten Bedingung zusammen, daß der Augenblick der Messung einer psychischen Größe womöglich mit einem Höhepunkt der Aufmerksamkeitsspannung zusammenfallen soll. Abgesehen nämlich von den Störungen, die durch distrahierende Einflüsse und durch die der Messung zu unterwerfenden Bewußtseinsinhalte selbst hervorgerufen werden, ist die Apperzeption als solche eine periodische Funktion, die stetig oszillierend auf- und abschwankt, und die sich um so mehr einer regelmäßigen Periodizität dieser Oszillationen nähert, je mehr sonstige das Spiel dieser Schwankungen unterbrechende Einwirkungen ferngehalten werden[1]. Ein absolut konstanter Zustand der Aufmerksamkeit ist daher überhaupt unmöglich: er ist selbst da nicht zu

---

[1] Über die Oszillationen der Aufmerksamkeit und die andern hier einschlagenden Phänomene aus der Psychologie der Apperzeption vgl. Abschn. V, Kap. XVIII.

erreichen, wo es gelungen ist, die inneren und äußeren distrahierenden Einflüsse annähernd ganz fernzuhalten. Nichtsdestoweniger lassen sich gerade unter Berücksichtigung jener regelmäßigen Oszillationen Bedingungen herstellen, die einen einer solchen idealen Konstanz einigermaßen äquivalenten Zustand schaffen. Diese Bedingungen bestehen darin, daß die Maßversuche in einem Tempo und in einer Reihenfolge ausgeführt werden, die jenen regelmäßigen Oszillationen so viel wie möglich angepaßt sind. Um diesen Zweck zu erreichen, kann man sich zweier Hilfsmittel bedienen. Das erste, wegen der in längeren Zeiten nie ganz fernzuhaltenden ablenkenden Einwirkungen nur innerhalb kürzerer, durch Pausen getrennter Versuchsperioden anzuwendende besteht in der regelmäßigen rhythmischen Wiederholung der Versuche. Dabei braucht dieser Rhythmus mit dem der natürlichen Aufmerksamkeitsschwankungen keineswegs zusammenzufallen, sondern es ist, namentlich bei komplizierteren Messungen, zweckmäßig, den Rhythmus des Maßverfahrens in der Weise mit dem Tempo der Oszillationen der Aufmerksamkeit in Einklang zu bringen, daß ein einzelner Vergleichungsakt von dem mit einer ersten Empfindung zusammenfallenden Höhepunkt bis zu dem einer zweiten, der Vergleichsempfindung entsprechenden der nächsten Oszillation reicht, während dagegen zwischen den voneinander unabhängigen Einzelmessungen immer mehrere, aber doch innerhalb einer Versuchsgruppe jedesmal annähernd gleichviel Oszillationen verfließen. Ein zweites wichtiges Hilfsmittel, um die günstigsten Aufmerksamkeitsbedingungen für eine psychische Messung zu schaffen, besteht darin, daß man, um bei der aus den obigen Gründen im allgemeinen vorzuziehenden Sukzession von Normalempfindung und Vergleichsempfindung der ersteren ebenso günstige Chancen der Apperzeption zu schaffen, der Auslösung der Normalempfindung ein Signal vorausgehen läßt, das von ihr annähernd durch ein ebenso großes Zeitintervall getrennt ist, wie die Normalempfindung selbst von der Vergleichsempfindung. Ebenso wie Empfindungen verhalten sich in dieser Beziehung natürlich andere einer Maßbestimmung unterworfene psychische Größen. Wo der Beobachter selbst, wie das bei manchen Verfahrungsweisen geschieht, die Auslösung der Empfindungen bewerkstelligt, also Beobachter und Experimentator eine und dieselbe Person sind, da entfällt natürlich in der Regel das äußere Signal. Auch dann ist es aber zweckmäßig, ihm in dem eine gegebene Zeit vorangehenden Entschluß zur Beobachtung gewissermaßen ein inneres Signal zu substituieren. Diese die Beobachtung in allen ihren Stadien begleitende, der Periodizität der Aufmerksamkeitsfunktionen angepaßte Regelmäßigkeit bildet so eine der wichtigsten Bürgschaften für die Exaktheit der Resultate. Auch dieses Prinzip ist keineswegs auf das Gebiet psychischer Messungen

beschränkt. Absichtlich oder instinktiv befolgt es auch der Physiker und Astronom, wo eine bestimmte Folge der Beobachtungen der eigenen Wahl überlassen ist. Naturgemäß ist aber dieses Moment bei psychologischen Beobachtungen von besonderer Wichtigkeit, teils wegen der unmittelbareren Abhängigkeit aller psychischen Größen von den Bedingungen der Apperzeption, teils aber, weil hier die Funktionen der Apperzeption, selbst wo sie nicht die nächsten Gegenstände der Beobachtungen sind, unter allen Umständen mit Rücksicht auf ihren nie fehlenden Einfluß zu den Problemen der Untersuchung gehören.

d. Erwartung und Ermüdung. Die Einflüsse der Aufmerksamkeitsspannung zusammen mit denen der oben betrachteten Wirkungen der assimilativen Assoziation erzeugen schließlich diejenigen Abweichungen psychischer Messungsergebnisse, die man als die »Erwartungs-« und »Ermüdungsfehler« zu bezeichnen pflegt. Diese Abweichungen können in diesem besonderen Fall im allgemeinen mit Recht »Fehler« genannt werden, weil sie, wo die Maßbestimmungen zu irgend anderen Zwecken als etwa zur Untersuchung der Erwartungsstörungen und der Ermüdung selbst vorgenommen werden, die Resultate empfindlich zu beeinträchtigen pflegen. Um die Bedeutung dieser Abweichungen zu würdigen, ist es aber vor allem erforderlich, die der populären Psychologie entnommenen Begriffe der Erwartung und der Ermüdung selbst und danach die der Erwartungs- und Ermüdungsfehler psychologisch zu interpretieren. Nun besteht die »Erwartung« in nichts anderem als in jener Spannung der Aufmerksamkeit, die in dem Augenblick beginnt, wo ein künftiger Eindruck irgendwie vorher signalisiert ist, so daß sich ihm die Apperzeption zuwendet. Das charakteristische Merkmal der Erwartung ist daher die wachsende, unmittelbar in der steigenden Intensität des Spannungsgefühls sich kundgebende Steigerung dieser vorbereitenden Apperzeptionstätigkeit. Nun werden uns mannigfaltige Erfahrungen lehren, wie eine solche vorbereitende Spannung unter Umständen so sehr, namentlich wenn sie über den im voraus signalisierten Zeitpunkt hinaus andauert, anwachsen kann, daß Bewegungen, die durch den erwarteten Eindruck erst ausgelöst werden sollen, schon vorzeitig, allein durch die auf ihn gerichtete Apperzeptionsspannung eintreten. Einen psychologisch verwandten Einfluß kann nun die Erwartungsspannung, wenn sie über das richtige Maß der Adaptation an den Eindruck hinausgeht, auf die durch diesen ausgelöste Empfindung ausüben: die Spannung erhält hier die reproduktiven Dispositionen, so daß sie in dem Augenblick, wo der neue Eindruck erfolgt, diesem als assimilative Elemente entgegenkommen und so den Eindruck selbst in der Empfindung steigern. Der »Erwartungsfehler« oder die durch eine übermäßig vergrößerte Aufmerksamkeitsspannung eintretende Abweichung

besteht daher im allgemeinen da, wo der Eindruck zuvor bekannt ist, so daß die reproduktive Assimilation ohne Hemmung erfolgen kann, in einer Überschätzung des Eindrucks. Bei den Abstufungsmethoden kann dies zu einem Fehler in der Bestimmung des Gleichheitspunktes oder der Unterschiedsschwelle im entsprechenden Sinne führen. Bei den Abzählungsmethoden kann dadurch eine Überschätzung eines der beiden verglichenen Eindrücke entstehen, und zwar wird dies, weil die zu vergleichenden Reize nach der Natur der Versuche relativ schnell aufeinanderfolgen, zwischen je zwei Vergleichungen aber eine etwas längere Pause liegt, in der Regel der vorangehende Reiz sein. Nur ausnahmsweise, wenn nämlich die Unterschiede, was im allgemeinen nach dem Prinzip der Methode ausgeschlossen ist, ungewöhnlich groß sind, kann an Stelle der Erleichterung der Assimilation durch die Erwartungsspannung eine Kontrastwirkung eintreten.

Entgegengesetzt in ihren Wirkungen verhält sich nun in der Regel die »Ermüdung«. Der Zustand der Ermüdung selbst besteht in bezug auf die sensorischen Funktionen der Apperzeption in einem Nachlassen der Aufmerksamkeitsspannung und eventuell in einer Verlangsamung ihres Anwachsens zum Maximum. Resultiert der Erwartungsfehler aus der Überadaptation der Aufmerksamkeit, so besteht daher der Ermüdungsfehler umgekehrt in einer Unteradaptation. Der Einfluß der letzteren ist aber irregulärer als der der ersteren. In vielen Fällen besteht er wohl in einer Unterschätzung des Eindrucks, was sich daraus erklären läßt, daß diesem die reproduktive Assimilation unzureichend entgegenkommt. Gerade hier scheinen sich aber auch nicht selten Kontraste, meist begleitet von Überraschungsgefühlen, geltend zu machen. So tritt hier als Haupteffekt der Ermüdung die sehr viel größere Streuung der Beobachtungen hervor, die unmittelbar auf die diffusere Beschaffenheit der Aufmerksamkeit hindeutet. Da die Ermüdungseinflüsse im allgemeinen unabhängig von der Reihenfolge der Beobachtungen in der Zeit fortschreiten, und daher durch eine veränderte äußere Anordnung der Versuche nicht beeinflußt werden, so sind sie auch nicht durch Änderungen in dieser Reihenfolge und in der Verteilung der Beobachtungen zu eliminieren, sondern sie sind nur dadurch fernzuhalten, daß von vornherein die Versuche durch die Befolgung eines der richtigen Adaptation günstigen Tempos und durch die Berücksichtigung der sonstigen die Erwartung und Ermüdung beeinflussenden Momente möglichst von den aus ihnen entstehenden Fehlern frei sind.

c. Wissentliches und unwissentliches Verfahren. Mit den apperzeptiven Bedingungen der psychischen Größenmessung hängt schließlich noch eine viel erörterte methodische Frage zusammen: die Frage,

ob es für eine exakte Ausführung der Maßvergleichungen zweckmäßiger sei, wenn der Beobachter die Richtung der zu erwartenden Unterschiede kennt, oder wenn er über sie völlig ungewiß ist. Man pflegt diese Frage die nach dem »wissentlichen oder unwissentlichen« Verfahren zu nennen. In allgemeingültiger Weise, wie es zuweilen geschieht, läßt sich diese Frage nicht beantworten, weil sie teils von der gewählten Methode, teils von der Individualität des Beobachters abhängt. In ersterer Beziehung stehen sich hier ziemlich scharf geschieden die Abstufungs- und die Abzählungsmethoden gegenüber, indem jene unbedingt das wissentliche Verfahren gebieten, während bei diesen das unwissentliche das nächstliegende ist. Um bei der Abstufung einer Vergleichsempfindung gegenüber einer vorangehenden Normalempfindung eine genaue Auffassung zu ermöglichen, darf der Beobachter über die Richtung, in der er seine Aufmerksamkeit einzustellen hat, nicht im ungewissen sein. Während so die Forderung der günstigsten Einstellung die Kenntnis der Richtung einer möglichen Veränderung nötig macht, eröffnet aber gleichzeitig die Unkenntnis dieser Richtung den ablenkenden Einflüssen zufälliger Assoziationen oder selbst störenden Reflexionen Tür und Tor, so daß ein unsicheres Hin- und Hertasten entsteht. Umgekehrt bietet bei der Abzählungsmethode das unwissentliche Verfahren den Vorzug, daß es die namentlich bei ungeübteren Beobachtern leicht auftretende Tendenz fernhält, die erwartete Empfindung durch ein im Moment des Eindrucks auftretendes Erinnerungsbild zu assimilieren und daher die Empfindung selbst in der gleichen Richtung zu verändern. Schon FECHNER hat aber bemerkt, daß auch hier durch fortgesetzte Übung der Aufmerksamkeit diese Unsicherheit überwunden werden kann, und daß, wo dies eingetreten ist, das wissentliche Verfahren namentlich dann bessere Ergebnisse liefert, wenn der Beobachter selbst die Reize auslöst[1]. Hinsichtlich der Individualität des Beobachters gilt dagegen allgemein, daß dieses Verfahren eine größere Übung der Aufmerksamkeit und eine größere Fähigkeit des Beobachters zu gleichmäßiger Konzentration derselben verlangt. Dies ist denn auch der Grund, weshalb die Abstufungsmethoden im ganzen diese Vorbedingungen der Übung in höherem Grade voraussetzen als die Abzählungsmethoden.

Unter den Fragen der Methodik, die mit den oben erörterten psychologischen Beeinflussungen in Verbindung stehen, hat besonders die, ob »wissentlich oder unwissentlich«, mehrfach die Psychologen beschäftigt; und

[1] Vgl. KÄMPFE, Phil. Stud., Bd. 8, S. 565. ALFR. LEHMANN, Lehrbuch der psychologischen Methodik, S. 79 f. LEHMANN selbst nennt das Verfahren allerdings das halbwissentliche. Nach seiner Beschreibung fällt dieses aber ganz mit dem sonst als »wissentlich« bezeichneten zusammen.

nicht wenige unter ihnen haben sich, im Gegensatze zu den oben ausgesprochenen Erfahrungen, für ein unter allen Umständen einzuhaltendes unwissentliches Verfahren ausgesprochen. Dieses Urteil, das ich für ein Vorurteil halte, gründet sich aber wohl weniger auf eigene Versuchserfahrungen als auf allgemeine Erwägungen a priori. Man sagt etwa: wenn jemand weiß, in welcher Richtung eine Abstufung vorgenommen oder überhaupt eine Variation des Reizes erfolgen werde, so ist er von vornherein geneigt, in der gleichen Richtung einen Unterschied in die Empfindung hineinzuhören, auch wenn ein solcher gar nicht da ist; oder er wird sogar, wenn die Reizabstufung schon mehrmals in der gleichen Richtung erfolgt ist, allmählich ungeduldig und gibt schließlich das ihm im voraus bekannte Urteil ab, nur um der Sache ledig zu werden usw. Wo irgend einmal solche vom Standpunkt der vulgären Reflexionspsychologie ausgeführte Schilderungen bei einem Beobachter zutreffen sollten, da läßt sich aber nur sagen, daß dieser überhaupt zu derartigen Versuchen unfähig ist, und daß bei ihm auch beim wissentlichen Verfahren schwerlich viel mehr als Zufallsergebnisse herauskommen werden. Bei richtiger Ausführung der Maßversuche konzentriert sich die Aufmerksamkeit des Beobachters so unmittelbar und ausschließlich auf die zu vergleichenden Empfindungen, daß derartige Reflexionen überhaupt keine Rolle spielen. Mit Rücksicht auf die hier in erster Linie stehenden Bedingungen der Apperzeption kann daher die allgemeine Regel nur lauten: wissentlich bei allen Abstufungsmethoden und bei den Abzählungsmethoden dann, wenn der Beobachter selbst zugleich Experimentator ist; unwissentlich, wo bei den letzteren Methoden beide verschiedene Personen sind. In diesem Falle hat aber das unwissentliche Verfahren nur deshalb den Vorzug, weil die Mitteilung der Richtung eine den raschen und gleichförmigen Ablauf der Versuche störende Komplikation herbeiführen würde. Mit dem bei vielen Psychophysikern noch vorherrschenden Standpunkte der Reflexionspsychologie hängt es wohl auch zusammen, daß, während man, wie in dem angeführten Beispiel, eingebildeten psychischen Einflüssen einen ungebührlichen Raum gönnte, die tatsächlich stattfindenden entweder übersehen oder nur als sporadische Abnormitäten und Fehler behandelt wurden. Vor allem fand in dieser Beziehung die Notwendigkeit einer Anpassung des Rhythmus der Beobachtungen an die periodischen Funktionen der Aufmerksamkeit sowie überhaupt der zusammenwirkende Einfluß der assoziativen und apperzeptiven Funktionen nur unzureichende Beachtung. Ebenso wurden aber der physiologischen Nachwirkung der zur Auslösung der Empfindungen benutzten Reize, wie sie sich aus den Verlaufsgesetzen der Nervenerregung ergibt, meist ebensowenig in der Würdigung der einzelnen Maßmethoden wie in den Versuchsanordnungen selbst Rechnung getragen[1].

[1] Wie wichtig es sei, die messenden Beobachtungen und Versuche in einer angemessenen rhythmischen Regelmäßigkeit auszuführen, darauf hat übrigens schon FECHNER hingewiesen (Psychophysik, I, S. 99).

3. Die Abstufungsmethoden.

a. Methode der Minimaländerungen.

Die Methode der Minimaländerungen, auch »Methode der eben merklichen Unterschiede« genannt, ist insofern die einfachste der psychischen Maßmethoden, als sie das nächste Ziel psychischer Messungen, die Bestimmung der Unterschiedsschwelle, auf dem direktesten Wege zu erreichen sucht; sie ist aber zugleich die umfassendste, weil sie bei geeigneter Anwendung alle andern für die Kenntnis der Verhältnisse des betreffenden Größengebiets erforderlichen Werte, wie den Punkt der Gleichheit und den der beginnenden Übermerklichkeit zweier Empfindungen, zu ermitteln gestattet. Das bei dieser Methode anzuwendende Verfahren besteht nun im allgemeinen darin, daß man auf verschiedenen Stufen der zur Erzeugung der Empfindungen erforderlichen Reizskala diejenige Änderung der Reizstärke feststellt, die eine eben die Grenze unserer Auffassung erreichende Änderung der Empfindung bewirkt. Zu diesem Zweck läßt man zuerst einen untermerklichen Unterschied so lange zunehmen, bis er übermerklich wird, und hierauf einen übermerklichen Unterschied so lange abnehmen, bis er untermerklich wird. Als Unterschiedsschwelle wird dann diejenige Reizänderung betrachtet, die zwischen dem eben verschwindenden und dem eben merklich werdenden Unterschied genau in der Mitte liegt. Um zufällige oder bei der Untersuchung geflissentlich außer Betracht gelassene Nebeneinflüsse zu eliminieren, wird dieser Wert durch mehrmals wiederholte, in verschiedener Zeitfolge der Reize oder bei abwechselnder räumlicher Lage derselben ausgeführte Beobachtungen genauer fixiert. Solche Versuchsreihen werden dann bei verschiedenen Reizstärken ausgeführt und ergeben so eine Skala von Unterschiedsschwellen, die einer bestimmten Skala von Empfindungsintensitäten entsprechen.

Die Methode der Minimaländerungen bietet den großen Vorteil dar, daß sie bei geübten Beobachtern nur wenige Einzelversuche zu hinreichend sicherer Bestimmung der Unterschiedsschwelle erfordert und es daher gestattet, in verhältnismäßig kurzer Zeit eine Reihe vergleichender Versuche auszuführen. Die Berechtigung dieses für viele psychologische Fragen unentbehrlichen summarischen Verfahrens ergibt sich daraus, daß, falls die subjektiven und objektiven Bedingungen unverändert bleiben, die aus einer kleinen Zahl guter Beobachtungen gewonnenen Mittelwerte in sehr guter Übereinstimmung miteinander stehen. Die Notwendigkeit eines solchen Verfahrens in vielen und besonders in den meisten ein größeres psychologisches Interesse in Anspruch nehmenden Fällen ergibt sich überdies aus der fließenden Natur der psychischen Größen, die es bei vielen,

namentlich bei den meisten komplizierteren psychologischen Problemen verbietet, Messungsergebnisse zusammenzuwerfen, die sich über weiter entfernte Zeiten erstrecken (siehe S. 573). Dagegen ergeben sich umgekehrt aus den Abweichungen der einzelnen, zu verschiedenen Zeiten oder unter sonst abweichenden Bedingungen ausgeführten Versuchsgruppen insbesondere da, wo sie in einer bestimmten Richtung liegen, selbst wieder Probleme, die eine vergleichende Betrachtung der einzelnen Versuchsgruppen erheischen. Immerhin kann es für manche Zwecke wünschenswert sein, auch bei dieser Methode die in den Einzelversuchen gewonnenen Ergebnisse, zu größeren Gruppen verbunden, in Häufigkeitskurven zu ordnen, die namentlich dann, wenn sich solche Kurven wieder unter verschiedenen Bedingungen gewinnen lassen, durch ihre Abweichungen von psychologischer Bedeutung werden können.

Die Methode der Minimaländerungen ist eine Weiterbildung des Verfahrens, dessen sich zuerst E. H. Weber bei seinen Versuchen zur Ermittelung der Unterschiedsempfindlichkeit bediente, und das von Fechner als »Methode der eben merklichen Unterschiede« bezeichnet wurde[1]. G. E. Müller schlug dann vor, das tastende, hin- und herspringende Verfahren Webers durch ein planmäßig in bloß einer Richtung vorgehendes zu ersetzen: man solle von einem übermerklichen Unterschied ausgehen und diesen allmählich und mit gleichförmiger Geschwindigkeit vermindern, bis er nicht mehr merklich erscheine, um den so erreichten Punkt als die Unterschiedsschwelle zu betrachten[2]. Dieses Verfahren würde jedoch dem Weberschen nachstehen, da die oben erörterten physiologischen und psychologischen Nebeneinflüsse sich bei ihm viel stärker geltend machen als bei der Methode Webers, bei dem sie immerhin durch die hin- und hergehenden Bewegungen der Reize teilweise ausgeglichen werden. Dagegen hat sich die Methode der Minimaländerungen in zahlreichen Versuchen wohl bewährt, und die Einwände nicht bestätigt, die zuweilen vom theoretischen Standpunkte aus oder auf Grund sporadischer Versuche mit unzulänglicher Einübung gegen sie erhoben wurden[3]. Hinsichtlich der näheren Ausführung der Methode mögen der obigen allgemeinen Darstellung nun noch einige speziellere Bemerkungen folgen.

Nennen wir denjenigen Reiz einer Reizskala, für welchen in einem einzelnen Fall die Unterschiedsschwelle bestimmt werden soll, den Normalreiz r, einen anderen mit ihm zu vergleichenden variabeln Reiz den Vergleichsreiz r', so besteht die nächste Aufgabe darin, denjenigen Wert von r' zu finden, bei welchem r' um ein eben merkliches größer oder kleiner ist als r. Zu diesem Zweck wird zuerst $r' = r$ genommen, dann durch unmerkliche

[1] E. H. Weber, Annotationes anatomicae, 1844, 1851 (De Tactu, 1831). Art. Tastsinn und Gemeingefühl in Wagners Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 3, II, 1846 S. 481. Fechner. Elemente der Psychophysik, Bd. 1, S. 74.

[2] G. E. Müller, Zur Grundlegung der Psychophysik, 1878, S. 63.

[3] Wundt, Philos. Stud., Bd. 1, 1883, S. 556. Beispiele aus den einzelnen Sinnesgebieten siehe unten Nr. 6. Über spezielle Modifikationen der Methode vgl. P. Starke, ebend. Bd. 3, 1886, S. 275, und J. Merkel, ebend. Bd. 4, 1888, S. 118. Vgl. auch Foucault, La Psychophysique, 1901, p. 339.

Zwischenstufen so lange verstärkt, bis eben $r' > r$ erscheint; dieser Punkt wird aufgezeichnet, aber zur Sicherstellung desselben r' noch etwas weiter verstärkt. Hierauf wird r' allmählich geschwächt, bis ebenso der Punkt, wo $r' = r$ erscheint, erreicht und wieder etwas überschritten wird. Man hat auf solche Weise zwei Werte, die wir mit r'_o und r''_o bezeichnen wollen, und aus denen man den Mittelwert $r_o = \frac{r'_o + r''_o}{2}$ bestimmt. In ähnlicher Weise geht man nun von dem Punkte $r' = r$ nach abwärts, indem man r' kleiner als r werden läßt, bis man durch unmerkliche Abstufungen den Punkt erreicht hat, wo $r' < r$ erscheint, und von hier wird endlich wieder bis zur scheinbaren Gleichheit von r' und r zurückgegangen. Aus den so erhaltenen Werten, die wir mit r'_u und r''_u bezeichnen wollen, wird ebenfalls ein Mittelwert $r_u = \frac{r'_u + r''_u}{2}$ berechnet. Auf diese Weise gewinnt man zwei Schwellenwerte, nämlich

die obere Unterschiedsschwelle $\Delta r_o = r_o - r$, und
die untere Unterschiedsschwelle $\Delta r_u = r - r_u$.

Derartige Versuchsreihen zur Bestimmung von Δr_o und Δr_u werden für jedes r zahlreiche ausgeführt, um genauere Mittelwerte zu erhalten und, wo es sich nötig zeigt, konstante Fehler zu eliminieren. Die Bedingung zur Entstehung solcher Fehler ist namentlich dadurch gegeben, daß die Raum- oder Zeitlage der Reize auf deren Schätzung einen Einfluß äußert. Der Einfluß der Raumlage ist eventuell (nämlich wenn die zu vergleichenden Reize nacheinander einwirken) zugleich mit der Zeitlage bei Tast- und Gesichtsversuchen, der Einfluß der Zeitlage allein bei Schallversuchen zu beachten. Geht z. B. im letzteren Fall regelmäßig der Normalschall voran, so erhält man für r_o und für r_u einen anderen Wert, als wenn der Vergleichsschall vorangeht. Es ist daher erforderlich, jede dieser Bestimmungen bei doppelter Zeitlage vorzunehmen, oder allgemein: wo verschiedene Raum- oder Zeitlagen möglich sind, da muß sowohl r_o wie r_u in jeder Raum- und Zeitlage besonders bestimmt und dann aus allen diesen Bestimmungen das Mittel genommen werden. Ist der Fehler der Zeitlage so groß, daß bei objektiver Gleichheit von r und r' in der Empfindung entweder $r > r'$ oder $r' > r$ erscheint, so muß das Verfahren dahin abgeändert werden, daß man in jeder Zeitlage nicht von dem Punkt objektiver, sondern von einem Punkt subjektiver Gleichheit der Reize ausgeht, wobei dieser Punkt wieder für die beiden Zeitlagen rr' und $r'r$ durch Vorversuche besonders zu bestimmen ist. In allen übrigen Beziehungen bleibt dabei die Ausführung der Methode unverändert. Hat man auf einem dieser Wege schließlich für eine Reihe verschiedener Reizgrößen r die zugehörigen Werte r_o und r_u gewonnen, so ergeben sich unmittelbar für die funktionellen Beziehungen der Unterschiedsempfindlichkeit folgende Gesichtspunkte:

Wenn Δr_o und Δr_u konstant bleiben, während zugleich fortwährend $\Delta r_o = \Delta r_u$ ist, so bedeutet dies Konstanz der absoluten Unterschiedsempfindlichkeit. Verändern sich dagegen Δr_o und Δr_u beide mit wachsendem r, während für irgend ein einzelnes r Δr_o von Δr_u nur wenig verschieden ist, so verändert sich zwar die Unterschiedsempfindlichkeit mit wachsendem Reize, aber diese Veränderung zwischen den Grenzen r_u und r_o ist so klein, daß

man annähernd die mittlere Unterschiedsschwelle $\Delta r = \frac{\Delta r_o + \Delta r_u}{2}$ setzen kann. Es läßt sich dann der Schätzungswert R des Reizes r finden aus der Gleichung

$$R = r_o - \Delta r = r_u + \Delta r,$$

und eine Größe $\Delta = R - r = \frac{1}{2}(\Delta r_o - \Delta r_u)$ bezeichnet die Schätzungsdifferenz, wobei positive Werte von Δ ein Überschätzen, negative ein Unterschätzen des Reizes ausdrücken. Weichen Δr_o und Δr_u erheblich von einander ab, so genügt aber ihr arithmetisches Mittel Δr zur Ableitung der Größe Δ nicht mehr, sondern es muß nun das Gesetz, nach welchem sich die Unterschiedsempfindlichkeit verändert, berücksichtigt werden. Angenommen z. B., die Unterschiedsschwellen wüchsen bei zunehmender Intensität der Empfindung in einer geometrischen Progression, so würde $R = \sqrt{r_o \cdot r_u}$, und demnach $\Delta = \sqrt{r_o \cdot r_u} - r$ zu setzen sein. Wir werden sehen, daß die zu beobachtende Veränderung der Unterschiedsschwelle bei wachsendem Reize in der Tat in der Regel diesem geometrischen Mittel entspricht. Da übrigens jene Veränderung innerhalb enger Grenzen sehr klein ist, so kann statt derselben im allgemeinen ohne merklichen Fehler auch das arithmetische verwendet werden.

Ein besonderes Interesse bietet wegen der unten zu erörternden gesetzmäßigen Beziehungen zwischen Reiz und Empfindungsschätzung der Fall einer Konstanz der relativen Unterschiedsempfindlichkeit bei wechselnder Reizgröße r. Soll diese Konstanz bestehen, so müssen sich aus den Beobachtungen die folgenden Gleichungen ergeben:

$$\frac{\Delta}{r} = \text{const.}, \quad \frac{r_o}{R} = \frac{R}{r_u} = \text{const.}$$

Werden die Beobachtungen unter sonst konstanten Bedingungen in größerer Zahl ausgeführt, so kann zugleich aus den Abweichungen der Einzelbeobachtungen voneinander die mittlere Abweichung der Einzelbeobachtungen berechnet werden, deren reziproker Wert dann ein gewisses Maß für die Genauigkeit der Empfindungsunterscheidung ist. Hat man nämlich in n Beobachtungen bei dem gleichen Reiz für die Schätzungsdifferenz den Mittelwert Δ und die Einzelwerte $\Delta_1, \Delta_2, \Delta_3, \ldots \Delta_n$ erhalten, so ist die mittlere Abweichung A_m einer Beobachtung

$$A_m = \sqrt{\frac{(\Delta - \Delta_1)^2 + (\Delta - \Delta_2)^2 + \ldots (\Delta - \Delta_n)^2}{n - 1}}.$$

Der große Wert der Minimalmethode besteht darin, daß sie allein (keine der folgenden Methoden kommt ihr in dieser Beziehung gleich) eine sichere Bestimmung der das direkteste Maß der Unterschiedsempfindlichkeit abgebenden Unterschiedsschwelle zuläßt. Ein gewisser Nachteil besteht, besonders für den Anfänger in solchen Versuchen, in den störenden Einflüssen, die der Zustand der Erwartung ausüben kann, indem derselbe geneigt macht, um so leichter eine Empfindungsdifferenz anzunehmen, je häufiger schon in einer bestimmten Richtung ein Reizunterschied verändert worden ist. Damit der so

entstehende Erwartungsfehler möglichst klein werde, wird die Größe der Stufen nach Maßgabe von eigens zu diesem Zweck ausgeführten Vorversuchen zweckmäßig so gewählt, daß sie im Verhältnis zu der jeweils zu bestimmenden Unterschiedsschwelle weder zu groß noch zu klein sei. Demnach darf in einem bestimmten Empfindungsgebiete nur dann bei den verschiedenen Punkten der Reizskala eine und dieselbe Stufengröße angewandt werden, falls sich herausstellt, daß auch die absolute Unterschiedsschwelle annähernd die nämliche ist. Trifft letzteres nicht zu, so variiert man die Stufengröße proportional der Veränderung der Unterschiedsschwelle. Diese Bestimmung gestaltet sich wieder für den Fall, daß nicht die absolute, sondern die relative Unterschiedsschwelle konstant ist, so, daß, wenn für den Ausgangspunkt r_1 die gewählte Stufengröße $= \delta_1$ war, die einem Reize r_2 entsprechende Stufe $\delta_2 = \frac{r_2}{r_1} \delta_1$ zu nehmen ist, usw.

Zur Darstellung einer Häufigkeitskurve aus einer größeren Zahl von Versuchen nach der Minimalmethode kann man nach dem in Fig. 146 entworfenen idealen Schema verfahren. Wir denken uns auf einer Abszissenachse die Reize aufgetragen, die das gesamte einem konstant bleibenden Normalreiz i entsprechende Gebiet von Abstufungen des Vergleichsreizes i_1 umfassen. Auf dieser Abszissenachse der Vergleichsreize werden von einem mittleren Punkte aus, bei welchem $i_1 = i$ ist, nach links die Werte $i_1 < i$, nach rechts $i_1 > i$ abgemessen. Die auf ihnen errichteten Ordinaten seien dann in ihrer Höhe der Frequenz der drei möglichen Empfindungsurteile $e_1 < e$, $e_1 > e$ und $e_1 = e$ proportional, wenn wir mit e die von dem Normalreiz, mit e_1 die von dem Vergleichsreiz erregte Empfindung bezeichnen. Diese drei Vergleichsurteile werden dann, wenn wir hier von den Abweichungen der oberen und der unteren Unterschiedsschwelle absehen, durch drei Kurven U, O und G in ihrem allgemeinen Verlauf dargestellt, wobei U dem Gang der Urteile $e_1 < e$, O dem der $e_1 > e$ und endlich G dem der $e_1 = e$ entspricht. Es ergeben sich dann auf der Linie xx' für die O-, U- und G-Kurve fünf charakteristische Punkte, deren Ordinaten wir mit g, o_1, u_1, o_2, u_2 bezeichnen wollen. Ist n die Gesamtheit der in einer Versuchsreihe bei einem Wert von i_1 abgegebenen Vergleichungsurteile, so bestimmen sich die beiden Punkte o_1 und u_1 durch die Gleichungen $o_1 = \frac{n}{2}$ und $u_1 = \frac{n}{2}$ als der obere und der untere Ebenmerklichkeitspunkt, und endlich $o_2 = n$ und $u_2 = n$ als der obere und der untere Übermerklichkeitspunkt. g entspricht einer Größe des Vergleichsreizes, bei der die Anzahl der abgegebenen Gleichheitsurteile ein Maximum ist, während o- und u-Urteile nur in sehr kleiner Zahl und in annähernd gleicher Frequenz vorkommen. Selbstverständlich werden übrigens von diesem idealen Schema stets mehr oder minder erhebliche Abweichungen vorkommen, die teils in einem asym-

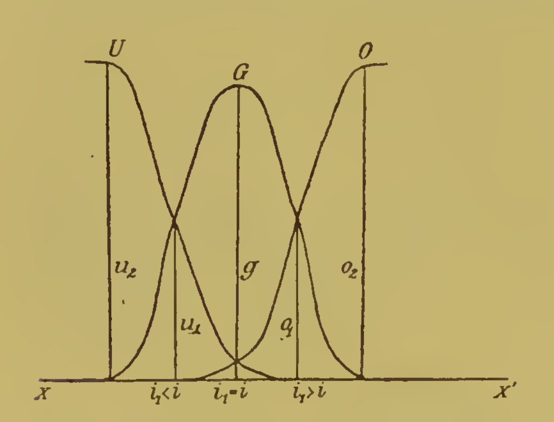


Fig. 146. Schema der Häufigkeitskurven bei statistischer Anwendung der Methode der Minimaländerungen.

metrischen Gang der Kurven U, O und G und demnach in einer asymmetrischen Lage der Punkte o_1 und u_1, o_2 und u_2, teils in einer Abweichung des Gleichheitspunktes g von dem Mittelpunkt $i_1 = i$ der Abszissenlinie sich aussprechen.

b. Methode der mittleren Abstufungen.

Die Methode der mittleren Abstufungen, auch »Methode der übermerklichen Unterschiede« genannt, kommt, obgleich in ihrer psychologischen Anwendung jünger als die vorangegangene und die folgenden Methoden, demjenigen Verfahren, nach dem wir im praktischen Leben Empfindungen abschätzen, am nächsten. So lange wir uns darauf beschränken, je zwei qualitativ übereinstimmende Empfindungen nach ihrer Intensität zu vergleichen, vermögen wir zwar anzugeben, ob sie wenig oder sehr verschieden sind; eine nähere quantitative Bestimmung ist aber, so lange uns nicht irgendwelche Assoziationen zu Hilfe kommen, unmöglich. Dies wird anders, sobald drei Empfindungen zur Vergleichung herbeigezogen werden. Wir vermögen dann im allgemeinen leicht zu unterscheiden, ob diejenige Empfindung, die zwischen der schwächsten und stärksten liegt, näher der ersten oder der zweiten, oder ob sie etwa gleich weit von beiden entfernt zu sein scheine. Um diesen Punkt zu finden, verfährt man analog wie bei der Aufsuchung der Unterschiedsschwellen mittels der Minimalmethode: man geht von einem Reize aus, dessen Empfindung sicher unter der Mitte liegt, verstärkt ihn dann in angemessenen Stufen bis zur Mitte und noch etwas über diese hinaus, um nun, wieder zurückkehrend, nochmals in umgekehrter Richtung den Punkt der Mitte aufzusuchen. Aus beiden Bestimmungen nimmt man das Mittel und prüft das Ergebnis durch einige Wiederholungen des Versuchs. Verfährt man in der gleichen Weise bei mehreren Ausgangsreizen, so läßt sich eine Reizskala und mittels dieser eine Empfindungsskala herstellen, deren einzelne Glieder um gleiche Intervalle verschieden sind.

Die Methode der mittleren Abstufungen ist zuerst bei der Schätzung der Sterngrößen nach ihrer Lichtstärke benutzt worden, wobei durch wiederholte Anwendung des Prinzips der Halbierung in der angedeuteten Weise eine Reihe nach gleichen Intervallen abgestufter Empfindungsgrößen erhalten wurde (siehe unten Nr. 6). Von PLATEAU wurde dann die gleiche Methode für experimentelle psychische Messungen vorgeschlagen[1]. Demnach mißt man hier die Verhältnisse der Reizstärke, denen gleiche Unterschiede in der Auffassung der Empfindungen entsprechen, indem man die Quotienten $\frac{r_1}{r_2}, \frac{r_2}{r_3}, \frac{r_3}{r_4}, \frac{r_4}{r_5}, \ldots$ der Reihe nach bestimmt. Dies geschieht dadurch, daß jedesmal von drei

[1] PLATEAU, Bulletin de l'acad. roy. de Belgique, t. 33, 1872, p. 376. J. DELBOEUF, Étude psychophysique, 1873, p. 50.

aufeinander folgenden Reizen r_1, r_2 und r_3 der untere und obere, r_1 und r_3, konstant erhalten, der mittlere r_2 aber stetig abgestuft wird. Um die Punkte zu finden, wo r_2 ebenso weit von r_1 wie von r_3 entfernt zu sein scheint, bedient man sich nun im Anschlusse an die Methode der Minimaländerungen einer stufenweisen Variation des mittleren Reizes. Man geht daher von einem der unteren Grenze näher liegenden Werte des Reizes aus und läßt dann diesen zuerst bis zu einem Punkte r'_u zunehmen, der eben der Mitte entspricht, und dann darüber hinaus, um einen Punkt r'_o zu bestimmen, bei dem eine obere Grenze dieser Mittenschätzung erreicht wird. Ebenso wird in umgekehrter Richtung verfahren, indem man, von einem r_3 näher liegenden Werte ausgehend, zuerst einen oberen Grenzpunkt r''_o und dann einen unteren r''_u der Mittenschätzung bestimmt. Man erhält so schließlich r_2 als Mittel aus den vier Werten r'_u, r''_u, r'_o und r''_o. Statt dessen kann man nun aber noch ein zweites Verfahren anwenden, welches hier durch die Eigentümlichkeit der Methode, daß in jedem einzelnen Versuch zwei Empfindungsintervalle verglichen werden, nahe gelegt wird. Danach läßt sich nämlich die Aufgabe dieser Methode auch dahin bestimmen, unter einer größeren Zahl beliebiger und der Halbierung naheliegender Teilungen einer Empfindungsstrecke diejenige zu finden, die der wirklichen Halbierung entspricht. Man kann das so entspringende Verfahren als das der unregelmäßigen Variationen des mittleren Reizes bezeichnen. Man läßt hierbei bald in aufsteigender, bald in absteigender Folge drei Reize r_1, r_v, r_2 einwirken, indem wieder r_1 und r_2 konstant bleiben, r_v aber beliebig und sprungweise wechselt. Hierbei wird jedesmal r_v entweder als über oder als unter oder aber als in der Mitte gelegen aufgefaßt. Bezeichnet man die Obenschätzungen mit o, die Untenschätzungen mit u und die Mittenschätzungen mit m, so lassen sich die letzteren auch als solche betrachten, bei denen sich die Neigungen über und unter der Mitte zu schätzen das Gleichgewicht halten. Auf diese Weise können alle Schätzungen auf die zwei Fälle $o' = o + \frac{m}{2}$ und $u' = u + \frac{m}{2}$ zurückgeführt werden. Die Empfindungsmitte zwischen den Reizen r_1 und r_2 wird dann bei demjenigen Reize r_m liegen, für welchen sich aus einer großen Zahl von Beobachtungen $o' = u' = \frac{n}{2}$ ergibt, wenn wir mit n die Gesamtzahl der Schätzungen bezeichnen. Da im allgemeinen der wirkliche Wert von r_m zwischen irgend welchen zwei durch ein Intervall getrennten Werten von r_v, die wir r_a und r_b nennen wollen, liegen wird, so läßt sich, insofern dieses Intervall hinreichend klein ist, um innerhalb desselben die Kurve der Empfindungsänderung als eine gerade Linie betrachten zu können, der Wert von r_m berechnen aus der Gleichung:

$$r_m = \frac{r_a\left(\frac{n}{2} - u'_b\right) + r_b\left(u'_a - \frac{n}{2}\right)}{u'_a - u'_b},$$

worin u'_a und u'_b die Werte von u' für r_a und r_b bedeuten[1].

Mit der Methode der mittleren Abstufungen steht die von JUL. MERKEL bei einigen seiner Untersuchungen benutzte sogenannte »Methode der

---

[1] LEHMANN, Philos. Stud. Bd. 3, 1886, S. 502. ANGELL, ebend. Bd. 7, 1892, S. 443 ff. MERKEL, ebend. Bd. 7, 1892, S. 613 ff. Bd. 8, 1893, S. 126 ff.

doppelten Reize« offenbar in nahem Zusammenhang. Man läßt bei derselben einen Reiz R einwirken und sucht denjenigen Reiz R_1 auf, der einer doppelt so starken Empfindung entspricht. Zur Auffindung dieses Reizes R_1 bedient man sich des Verfahrens der Minimaländerungen. Die Methode unterscheidet sich jedoch darin von allen andern, daß sie neben der unmittelbaren Schätzung von Empfindungsintensitäten noch Assoziationen mit früheren bekannten Eindrücken zu Hilfe nimmt. Denn wir können selbstverständlich erst durch Erfahrung uns die Kenntnis solcher Empfindungen verschafft haben, die wir zu einander in das Verhältnis von 1 : 2 bringen; und es ist wahrscheinlich, daß sich hierbei die Assoziationen bestimmter Empfindungsverhältnisse an diejenige der entsprechenden Reizverhältnisse geknüpft hat. Wir werden also z. B. zwei Druckempfindungen als im Verhältnisse 1 : 2 stehend auffassen, wenn wir aus Erfahrung wissen, daß die erste durch ein Gewicht 1, die zweite durch ein Gewicht 2 erzeugt wird. Solche Assoziationen werden dann aber allerdings wohl von gegebenen Empfindungsstärken auf andere des nämlichen Sinnesgebietes übertragen werden können. Fassen wir also, durch direkte Assoziation der Empfindungen E_1 und E_2 mit den Reizen R_1 und R_2, entsprechend dem bekannten Verhältnisse $R_1 : R_2 = 1 : 2$ das Verhältnis $E_1 : E_2 = 1 : 2$ auf, so werden wir zwei andere Empfindungen E' und E'', bei denen uns die Reize unbekannt sind, in das nämliche Verhältnis bringen können, indem wir $E' : E''$ als entsprechend $E_1 : E_2$ auffassen. Hiernach steht diese Methode unter so verwickelten psychologischen Bedingungen, daß sie bei der Untersuchung der Empfindungsintensität jedenfalls nur mit Vorsicht verwendet werden kann. Auch wird es vielen Beobachtern nicht möglich, überhaupt ein sicheres Urteil über »doppelte Empfindungen« abzugeben[1].

c. Methode der Gleicheinstellung.

Die Methode der Gleicheinstellung oder, wie sie gewöhnlich genannt wird, die »Methode der mittleren Fehler« stützt sich auf die Erwägung, daß, je kleiner der Unterschied des Reizes ist, der in der Empfindung merklich wird, um so kleiner auch derjenige Reizunterschied sein werde, welcher nicht mehr merklich ist. Man darf daher voraussetzen, daß die Genauigkeit, mit der, wenn ein erster Reiz gegeben ist, ein zweiter nach der Empfindung abgestuft wird, um demselben gleich zu werden, der Größe der Unterschiedsschwelle umgekehrt proportional sei. Demgemäß sucht man im Vergleich mit einer gegebenen Reizstärke eine zweite so abzustufen, daß sie eine von der ersten nicht zu unterscheidende Empfindung erzeugt. Die Präzision, mit der dies geschieht, ist umgekehrt proportional der durchschnittlichen Abweichung der Einzelbeobachtungen. Da nun weiterhin die Genauigkeit der Bestimmungen um so größer sein wird, je kleinere Empfindungsunterschiede wir zu schätzen vermögen, so muß auch die Unterschiedsempfindlichkeit zu dieser Abweichung oder, wie man es gewöhnlich ausdrückt, zu dem begangenen

[1] Merkel, Philos. Stud. Bd. 4, 1888, S. 545. Bd. 5, 1889, S. 515.

Fehler in reziprokem Verhältnisse stehen. Maßgebende Werte für den Betrag dieses Fehlers erhält man aber erst aus zahlreichen Einzelbeobachtungen, da die im einzelnen Fall entstehende Abweichung von dem einem fortwährenden Wechsel unterworfenen Stand des Bewußtseins und andern Nebenumständen mitbestimmt ist, welche erst in einer größern Zahl von Versuchen sich ausgleichen lassen. Das Mittel der in einer großen Zahl von Beobachtungen erhaltenen einzelnen Fehler ist der mittlere Fehler. Derselbe kann in zwei Bestandteile zerlegt werden, in einen konstanten Mittelfehler, der von der Zeit- und Raumlage der miteinander verglichenen Empfindungen abhängt, und der bei einer bestimmten Zeit- und Raumlage einen bestimmten positiven oder negativen Wert hat, und in einen variabeln Mittelfehler, der aus einer positiven und einer negativen Komponente besteht, die beide ihrem absoluten Werte nach einander gleich sein müssen. Diesem variabeln Mittelfehler ist die Unterschiedsempfindlichkeit reziprok. Derselbe muß daher aus dem rohen mittleren Fehler durch Elimination des konstanten Fehlers d. h. der Einflüsse der Zeit- und Raumlage der Reize gefunden werden.

Die Methode der Gleicheinstellung geht aus der Methode der Minimaländerungen unmittelbar dann hervor, wenn man sich bei dieser auf die Feststellung der eben untermerklichen Reizunterschiede beschränkt. Bei der Ausführung größerer Versuchsreihen zum Behufe dieser Feststellung ergeben sich dann von selbst jene Schwankungen, welche zu einer Trennung des konstanten und variabeln mittleren Fehlers und zur Verwertung des letzteren für die Bestimmung der Unterschiedsempfindlichkeit geführt haben.

Die Methode der Gleicheinstellung schließt sich unmittelbar an die physikalischen und astronomischen Größenmessungen an, und es lag daher bei ihr von Anfang an nahe, die von jenen ausgebildeten Methoden der Fehlerausgleichung hier auf das psychologische Gebiet zu übertragen. Letzteres ist zuerst von VOLKMANN in Versuchen über die Genauigkeit des Augenmaßes geschehen[1]. Später ist dann die gleiche Methode auf den sogenannten »Zeitsinn« und auch auf die Unterschiedsempfindlichkeit für Helligkeiten angewandt worden[2]. Näher ausgebildet und zu den Prinzipien der physikalischen Fehlermethode in Beziehung gebracht wurde aber die Methode erst durch FECHNER[3]. Hiernach werden der theoretischen Behandlung der Methode die folgenden Gesichtspunkte zugrunde gelegt.

---

[1] VOLKMANN, Physiol. Untersuchungen im Gebiete der Optik, 1863, S. 117 ff.
[2] VOLKMANN, ebend. S. 56 f. HUBERT, Physiologie der Netzhaut, S. 70 f.
[3] FECHNER, Elemente der Psychophysik, I, S. 130. Revision der Hauptpunkte der Psychophysik, S. 104. Vgl. auch G. F. LIPPS, Psychische Maßmethoden, S. 76 ff. und ALFR. LEHMANN, Lehrbuch der psychol. Methodik, S. 73 ff.

Sucht man einem gegebenen Reize r einen anderen r' gleich zu machen, so wird im allgemeinen r' größer oder kleiner als r sein und demnach der begangene Fehler $F = r' - r$ einen positiven oder negativen Wert haben. Aus m in gleicher Zeit- und Raumlage angestellten Versuchen erhält man als arithmetisches Mittel der einzelnen F (ohne Rücksicht auf deren Vorzeichen) den rohen mittleren Fehler F_m. Hieraus erhält man dann, wenn die Fehler der einzelnen Versuche mit F_1, F_2, F_3 ... bezeichnet werden, die einzelnen reinen variabeln Fehler $f_1 = F_m - F_1$, $f_2 = F_m - F_2$, $f_3 = F_m - F_3$ ... und als Mittel derselben den variabeln mittleren Fehler f_m, dessen Wert der Unterschiedsempfindlichkeit reziprok ist. Das algebraische (mit Rücksicht auf das Vorzeichen gezogene) Mittel der einzelnen Differenzen $r' - r = \pm F$ ergibt ferner, da in diesem Fall durch die Mittelziehung der variable Fehler eliminiert wird, den konstanten mittleren Fehler C_m. Dieser zerfällt im allgemeinen wieder in zwei Bestandteile: in einen scheinbaren konstanten Fehler C_s, welcher von der Raum- und Zeitlage herrührt und daher durch die angemessene Kombination von Versuchen verschiedener Raum- und Zeitlage eliminiert werden kann, und in den wahren oder eigentlichen konstanten Fehler C, welcher nach Beseitigung des vorigen als Differenz $C_m - C_s = C$ zurückbleibt[1]. Dieser eigentliche konstante Fehler C gibt an, um wie viel, je nach seinem positiven oder negativen Vorzeichen, der gegebene Reiz r überschätzt oder unterschätzt worden ist. Er entspricht also der bei der Methode der Minimaländerungen gewonnenen Schätzungsdifferenz Δ, doch muß er wegen der verschiedenen Bedingungen des Versuchs kleiner als Δ sein. Für die Aufsuchung des dem Reize r gleich erscheinenden Reizes r' kann man nun zwei Verfahrungsweisen anwenden: ein irreguläres und ein reguläres. Bei dem irregulären Verfahren wird der Vergleichsreiz r' so lange beliebig oder in kleinen Abstufungen hin und her verschoben, bis man den Punkt vollkommenster scheinbarer Gleichheit mit r gefunden hat. Bei dem regulären geht man zuerst von einem Punkt $r' < r$ aus und vergrößert r' stetig, bis es $= r$ erscheint, dann geht man in einem zweiten Versuch von einem Punkte $r' > r$ aus und verkleinert es nun bis zu $r' = r$. Hierdurch gewinnt man zwei Werte des variabeln mittleren Fehlers: fm' und fm''. Beide werden in einer gleich großen Zahl von Versuchen getrennt bestimmt und daraus das Mittel $fm = \sqrt{\frac{fm'^2 + fm''^2}{2}}$ berechnet, welcher Gleichung, falls fm' und fm'' wenig verschieden sind, das arithmetische Mittel $fm = \frac{fm' + fm''}{2}$ substituiert werden kann. Das irreguläre Verfahren, das bei den älteren Versuchen durchweg zur Anwendung kam, entspricht demnach dem tastenden bei dem Weberschen Verfahren, das reguläre der oben geschilderten regelmäßigen Abstufung bei der Methode der Minimaländerungen. Ebenso müssen scheinbare und eigentliche konstante Fehler zunächst für jede Abstufungsrichtung besonders bestimmt und dann aus ihnen das Mittel genommen werden. Unbedingtes Erfordernis ist hierbei stets, daß die Versuche in großer und für jede in Vergleich zu ziehende Versuchs-

[1] Rücksichtlich einiger Modifikationen und mathematischer Hilfsoperationen des Verfahrens vgl. Fechner, Revision, S. 104, und Poggendorffs Annalen, Jubelband, S. 66, sowie Jul. Merkel, Philos. Stud., Bd. 9, 1894, S. 73, 176, 400.

gruppe in gleich großer Zahl ausgeführt werden, da der mittlere Fehler F_m von der Anzahl der Beobachtungen abhängt. Die Bestimmung des konstanten Fehlers C ist überdies nur dann möglich, wenn F wesentlich kleiner als C ist.

Zur Anwendung der Methode der Gleicheinstellung auf die Probleme der Empfindungsmessung muß im allgemeinen eine stetige, keine bloß sprungweise Abstufung der Reize möglich sein, und es muß womöglich eine Selbsteinstellung des Vergleichsreizes von seiten des Beobachters stattfinden können. Beide Bedingungen treffen am besten zu beim Gesichtssinn, und zwar nicht nur bei Intensitäts- und Qualitätsuntersuchungen, sondern insbesondere auch bei Versuchen über das räumliche Augenmaß. (Vgl. Abschnitt III, Kap. XIV.) Ebenso ist die erste jener Bedingungen vollständig, die zweite wenigstens in einem gewissen Grade erfüllt bei Zeitsinnversuchen, wenn man die letzteren so ausführt, daß eine erste Zeitstrecke gegeben ist und eine zweite von dem Beobachter durch willkürliche Begrenzung ihr gleich gemacht wird. Schon bei diesen Anwendungen auf den Zeitsinn und auf andere psychologische Probleme, bei denen sich eine Gleicheinstellung zweier psychischer Größen besonders hilfreich erweist, zeigt es sich jedoch, daß diese Methode in der ihr von FECHNER gegebenen theoretischen Behandlung an einem doppelten Fehler leidet: an der dem »psychophysischen« Standpunkte überall eigenen Übertragung der Regeln der Fehlerelimination auf Probleme, die ihnen nicht adäquat sind; und an der einseitigen Ausbildung nach dem Schema der Intensitätsmessung der Empfindungen, wo dann bei dieser wieder das Hauptgewicht auf eine Gewinnung von allgemeingültigen Mittelwerten gelegt wird, die an sich auf diesem subjektiven Gebiet überhaupt nicht existieren und die, wenn man sie als Durchschnittswerte aus vielen, mehr oder minder voneinander abweichenden Einzelwerten betrachtet, nur ein sehr mäßiges Interesse besitzen. Gerade im Gebiet der Intensitätsmessung bildet ja die Methode der Gleicheinstellung gewissermaßen nur einen Ausschnitt aus der Minimalmethode. Statt daher bei jener auf Grund der variabeln Abweichungen ein umständliches und wegen der irregulären Beschaffenheit der Häufigkeitskurven trügerisches Verfahren zur Ermittelung der Unterschiedsschwelle einzuschlagen, wird man besser tun, auf demselben Wege stetiger Abstufung außer dem Gleichheitspunkt auch den Ebenmerklichkeitspunkt direkt zu bestimmen. Dagegen ist gerade bei solchen psychologischen Problemen, bei denen die Methode der Gleicheinstellung einen selbständigen Wert gewinnt, weil sie durch keine der andern in vollkommener Weise ersetzt werden kann, das vorgeschriebene Verfahren der Fehlerelimination unanwendbar, teils weil die konstanten Fehler die eigentlichen Objekte der Untersuchung sind, denen gegenüber die variabeln mittleren Fehler nur ein sekundäres Interesse beanspruchen, teils weil die Probleme eine Sammlung vieler Beobachtungen unter konstanten Bedingungen von vornherein ausschließen. Alles das trifft schon bei dem oben als Beispiel angeführten Problem des sogenannten Zeitsinns zu. Denn dieses besteht im allgemeinen darin, die Veränderungen zu ermitteln, die eine gegebene Zeitstrecke je nach ihrer Dauer und je nach dem Intervall zwischen ihr und ihrer Reproduktion in unserem Bewußtsein erfährt. Das Problem besteht also gerade in der Ermittelung eines sogenannten »konstanten Fehlers«, und die »variabeln Fehler« lassen zwar durch ihren Spielraum die Genauigkeit der Schätzung ermessen,

aber das letztere ist eine relativ untergeordnete Frage, auf deren exakte Beantwortung man nicht selten verzichten muß, weil die Hauptaufgabe eine Konstanz der Bedingungen fordert, die sich zwar lange genug festhalten läßt, um die Richtung und annähernde Größe der konstanten Abweichungen ermessen zu lassen, nicht aber um zureichendes Material für die genaue Bestimmung eines Präzisionswertes zu gewinnen. In noch höherem Maße tritt der nämliche Fall bei einer Menge anderer Aufgaben ein, bei deren Lösung sich gerade die Methode der Gleicheinstellung besonders fruchtbar erweist. So bestimmen wir z. B. die Größe eines Helligkeits- oder Farbenkontrastes, indem wir die durch ihn bewirkte Veränderung der Empfindung mittels der Beimischung einer andern Lichtqualität bis zur Gleichheit mit einer gegebenen Normalempfindung kompensieren. Oder wir suchen Aufschluß über den Verlauf des Ansteigens einer durch einen momentanen Reiz ausgelösten Empfindung zu gewinnen, indem wir ihre Intensität in jedem Moment der der Erregung folgenden Zeit wieder an einer konstant bleibenden Normalempfindung wiederum durch Gleicheinstellung mit dieser messen. Ähnliche Probleme ergeben sich, wie wir in den folgenden Kapiteln sehen werden, noch mannigfach auch im Gebiet der extensiven räumlichen und zeitlichen Vorstellungen und bei den Abweichungen, die sie unter der Einwirkung bestimmter Bedingungen darbieten. In allen diesen Fällen ist eine Behandlung der Probleme nach dem Prinzip der großen Zahl vollkommen ausgeschlossen, weil sich die Bedingungen nicht in der hierzu erforderlichen Weise fixieren lassen. Wenn aber selbst eine solche Behandlung möglich wäre, so würde sie im Hinblick auf die subjektiv veränderliche Natur der psychischen Größen einen verhältnismäßig geringen Wert besitzen. Man kann also das Urteil über die Methode der Gleicheinstellung dahin zusammenfassen, daß ihre Anwendung für das Gebiet, für das sie als sogenannte »Fehlermethode« ausgebildet wurde, unzweckmäßig ist, weil sie hier nur einen Ausschnitt aus der Methode der Minimaländerungen darstellt, daß sie dagegen in allen den Fällen, wo sie einen selbständigen psychologischen Wert gewinnt, nicht als »Fehlermethode« behandelt werden darf. So ist vor allem diese Methode in der ihr gegebenen einseitigen Ausbildung zugleich ein sprechendes Zeugnis für den schädlichen Einfluß, den die unveränderte Herübernahme der Prinzipien der physikalischen Fehlerelimination auf die Behandlung der psychologischen Probleme ausgeübt hat.

4. Die Abzählungsmethoden.

a. Methode der drei Hauptfälle.

Die Methode der drei Hauptfälle oder, wie sie gewöhnlich genannt wird, die »Methode der richtigen und falschen Fälle« gründet sich auf die früher (S. 547) bemerkte Tatsache, daß die im allgemeinen unbestimmte Vergleichung zweier psychischer Größen e und e_1 in drei Fällen in eine bestimmte verwandelt wird: in dem der Gleichheit $e = e_1$, in dem des eben merklich größeren Wertes von e_1, also wenn wir hier die allgemeinen Zeichen $>$ und $<$ in diesem beschränkten Sinne verwerten, in dem Fall $e_1 > e$, und endlich in dem des eben merklich

kleineren Wertes von e_1, $e_1 < e$. Läßt man demnach zwei um die Grenze des eben merklichen Unterschieds oder etwas unter ihr liegende konstant bleibende Reize i und i_1, von denen $i_1 > i$ ist, in kurzem Intervall auf das Bewußtsein einwirken, so kann entweder auch nach der Empfindung $i_1 > i$ geschätzt werden; oder es kann auch umgekehrt $i_1 < i$, oder endlich $i_1 = i$ erscheinen, so daß diese drei möglichen Urteile jenen drei Hauptfällen psychischer Größenvergleichung entsprechen. Man nennt nun, indem man die Auffassung der beiden Empfindungen e_1 und e unmittelbar auf die zugehörigen Reize zurückbezieht, die Fälle der ersten Art, bei denen ein vorhandener Reizunterschied richtig aufgefaßt wird, richtige Fälle (r), solche, in denen der in Wirklichkeit schwächere Reiz als der stärkere erscheint, falsche Fälle (f), und solche endlich, in denen beide Reize gleich erscheinen, Gleichheitsfälle (g). Unter der angegebenen Bedingung, daß die Reize i_1 und i in der Region der Unterschiedsschwelle liegen, kommt nun in einer größeren Reihe von Beobachtungen immer auf eine gewisse Zahl richtiger eine gewisse Zahl von falschen und von Gleichheitsfällen. Das Verhältnis dieser richtigen Fälle r zur Gesamtzahl n, also der Quotient $\frac{r}{n}$, wird sich aber um so mehr der Einheit $\left(\frac{n}{n}\right)$ nähern, je größer der Reizunterschied, oder je größer bei gleichem Reizunterschied die Unterschiedsempfindlichkeit ist. Läßt man daher in verschiedenen Beobachtungsreihen den Reizunterschied konstant, so wird der Quotient $\frac{r}{n}$ ein Maß der Unterschiedsempfindlichkeit sein. Hierbei ist jedoch zu bedenken, daß die Gleichheitsfälle ein Mittelgebiet zwischen richtigen und falschen Fällen darstellen, das deshalb teils den ersteren, teils den letzteren zuzurechnen sein wird. Ist der Unterschied D der beiden Reize i und i_1 sehr wenig von 0 verschieden, so können demnach ohne erheblichen Fehler die Fälle g zwischen r und f gleichmäßig verteilt werden. Als die korrigierte Zahl der richtigen Fälle ist dann die Summe $r + \frac{g}{2}$ zu betrachten. Setzt man $r + \frac{g}{2} = r'$, so wird daher nicht $\frac{r}{n}$, sondern der Quotient $\frac{r'}{n}$ als Maß der Unterschiedsempfindlichkeit zu verwenden sein. Doch kann dieser Quotient nicht, wie der reziproke Wert des eben merklichen Unterschieds oder des mittleren variabeln Fehlers, unmittelbar als Maß der Unterscheidungsschärfe dienen. Denn ein doppelt so großer Wert von $\frac{r'}{n}$ entspricht ja keineswegs etwa einer doppelt so großen Unterschiedsempfindlichkeit. Vielmehr wird diese dann doppelt so groß sein, wenn der Zuwachs des Reizes, der denselben durchschnittlichen Wert von $\frac{r'}{n}$ herbeiführt, in dem einen Fall halb so groß ist als in dem andern.

Wenn z. B. bei Versuchen über die Druckempfindung in einer ersten Reihe ein Druck $P + 0{,}4\,P$, in einer zweiten $P + 0{,}2\,P$ den gleichen Wert für $\frac{r'}{n}$ herbeiführte, so würde die Unterschiedsempfindlichkeit hier doppelt so groß sein als dort. Man muß also, um diese in verschiedenen Fällen zu bestimmen, entweder den Reizzuwachs D so variieren, daß $\frac{r'}{n}$ immer gleich bleibt, oder man muß aus den verschiedenen Werten $\frac{r'_1}{n}, \frac{r'_2}{n}, \frac{r'_3}{n}, \ldots,$ die man bei mehreren Werten von D erhalten hat, berechnen, welcher Wert von D nötig gewesen wäre, um immer dasselbe $\frac{r'}{n}$ zu erhalten. Da das erste dieser Verfahren zu umständlich sein würde, so ist nur das zweite anwendbar. Die Unterschiedsempfindlichkeit kann man dann dem zugehörigen Werte $\frac{1}{D}$ proportional setzen. Um einen vergleichbaren Wert von D zu finden, variiert man den Reizzuwachs D am zweckmäßigsten in so vielen Abstufungen, daß sich unter ihnen entweder unmittelbar derjenige Wert D_u findet, bei welchem $\frac{r'}{n} = \frac{1}{2}$, und daher nach dem bei der Methode der Minimaländerungen befolgten Prinzip D_u als die Unterschiedsschwelle zu betrachten ist. Genügt keines der angewandten D dieser Forderung vollständig, so kann aber, wenn die Grenzen von D, zwischen denen das gesuchte D_u eingeschlossen ist, einander naheliegen, der Wert D_u mit hinreichender Annäherung durch einfache lineare Interpolation gefunden werden. Eine andere Möglichkeit besteht darin, daß man auf Grund der aus einer großen Zahl von Versuchen ermittelten Häufigkeitskurve die Unterschiedsschwelle D_u zu berechnen sucht. Dieser zumeist mit Vorliebe eingeschlagene Weg hat aber bis jetzt zu einem befriedigenden Ergebnisse nicht geführt.

Mehr als bei jeder andern psychischen Maßmethode kommt, wie aus den verschiedenen, der Auffindung der Unterschiedsschwelle dienenden Verfahrungsarten hervorgeht, bei dieser letzten das Prinzip der großen Zahlen zur Anwendung, wonach veränderliche und sich zum Teil der näheren Untersuchung entziehende Bedingungen, welche die Resultate beeinflussen, in einer großen Zahl von Beobachtungen sich ausgleichen. Doch gilt eine solche Ausgleichung auch hier natürlich nur dann, wenn jene Nebenumstände nicht in einem konstanten Sinne wirksam sind. Namentlich bedingen die Einflüsse der Zeit- und Raumlage der Reize konstante Abweichungen, die in diesem Fall eliminiert werden müssen, weil sie sich selbst der Untersuchung mittels dieser Methode entziehen. Diese Elimination geschieht, indem man verschiedene Beobachtungsreihen ausführt,

in denen D konstant bleibt, während jene Einflüsse variiert werden[1]. Die Rolle, welche diese in ihrem Ursprung zum Teil unerforschbaren Abweichungen der Einzelbeobachtungen spielen, ebenso wie die in diesem Fall unumgängliche Verwendung einer großen Zahl von Versuchen bedingen, daß bei der Methode der drei Hauptfälle von vornherein der entscheidende Wert auf der Konstruktion der Häufigkeitskurve liegt. Auf Grund dieser kann man dann erst einerseits nach den früher (S. 564) angeführten Prinzipien das Präzisionsmaß h und anderseits die Unterschiedsschwelle D_u zu bestimmen suchen, wobei diese Größen, wie man voraussetzen darf, in dem Sinne zusammenhängen, daß das Präzisionsmaß der Unterschiedsschwelle umgekehrt proportional ist. Doch ist schon die Berechnung der Größe h nur dann auf hinreichend einfachem Wege möglich, wenn die gewonnene Häufigkeitskurve annähernd der Form der einfachen Exponentialfunktion (Fig. 143) entspricht. Die Berechnung der Unterschiedsschwelle dagegen ist bereits in diesem einfachsten Fall von zweifelhaften Voraussetzungen abhängig, so daß unter allen Umständen die direkte oder durch eine einfache Interpolation zwischen naheliegenden Grenzwerten vermittelte Bestimmung des der Verteilung $\frac{r'}{n} = \frac{1}{2}$ entsprechenden Punktes der Reizskala vorzuziehen ist, um so mehr, da dieses Verfahren auch noch in solchen Fällen mit zureichender Annäherung angewandt werden kann, wo die Irregularität der Häufigkeitskurve eine andere Berechnung unausführbar macht.

Versuche, die ihrem allgemeinen Charakter nach der »Methode der richtigen und falschen Fälle« entsprechen, sind zum erstenmal von Vierordt und seinen Schülern ausgeführt worden[2]. Fechner hat dann solche Versuche planmäßiger ausgeführt und die Theorie derselben in unmittelbarer Anlehnung an die Gausssche Fehlertheorie entwickelt[3].

In der obigen Darstellung dieser einfachsten Abzählungsmethode wurde vorausgesetzt, daß, wie das in der Mehrzahl der Versuche in der Tat zutrifft, die beiden Reize i_1 und i innerhalb der Ebenmerklichkeitsgrenzen voneinander verschieden seien, so daß danach die Fälle $i_1 > i$, $i_1 < i$ und $i_1 = i$ als »richtige«, »falsche« und als »Gleichheitsfälle« einander gegenübergestellt wurden. Da die Methode auch dann angewandt werden kann und für gewisse Zwecke mit Nutzen angewandt wird, wenn $i_1 = i$ ist, so würde es wohl angemessener sein und überdies dem Charakter der psychischen Größenmessung besser entsprechen, wenn man das Urteil $i_1 > i$ als einen positiven, $i_1 < i$ als einen negativen und $i_1 = i$ als einen Gleichheits- oder Nullfall be-

[1] Dabei können durch veränderte Versuchsbedingungen außerdem die verschiedenen Miteinflüsse voneinander geschieden werden. Vgl. Fechner, Elemente, Bd. 1, S. 104, 113 ff., Revision, S. 84.

[2] Vierordt, Archiv für physiol. Heilkunde, 1886, S. 185 ff.

[3] Fechner, Elemente der Psychophysik, I, S. 93, 128 ff.

zeichnete. Behalten wir aber die einmal eingeführten Bezeichnungen bei, so dürfen dieselben nicht mit den logischen Begriffen des Richtigen, Falschen und Zweifelhaften verwechselt werden. Vielmehr sind jene Ausdrücke vollkommen analog den Gegensätzen des Positiven und Negativen in der Anwendung auf entgegengesetzte Raumstrecken oder andere reale Gegensätze zu denken, und auch hier steht die Beziehung auf die Empfindungen, nicht die auf die äußeren Reize im Vordergrund[1].

Für die rechnerische Behandlung der so gewonnenen Zahlen r, f und g hat zunächst FECHNER folgende Grundsätze aufgestellt. Hat man bei den Reizen i und i_1, deren Unterschied D nur sehr klein sein darf, eine große Zahl von Fällen r, f und g gewonnen, so werden die Fälle g zwischen r und f halbiert, indem man annimmt, daß bei ihnen die Wahrscheinlichkeit der beiden Urteile $i_1 > i$ und $i_1 < i$ gleich groß sei. Man hat dann der weiteren Verwertung nur noch richtige Fälle $r' = r + \frac{g}{2}$ und falsche Fälle $f' = f + \frac{g}{2}$ zugrunde zu legen. Geht man von dem Fall objektiver Gleichheit der beiden Reize, $i_1 = i$, aus, so ist hier offenbar an sich die Wahrscheinlichkeit für das Urteil $i_1 > i$ ebenso groß wie die für das Urteil $i > i_1$. Man wird also aus einer großen Zahl n von Versuchen $r' = f' = \frac{1}{2} n$ erhalten. Läßt man dagegen $i_1 > i$ werden, so wird die Anzahl der Fälle r' zu- und die der Fälle f' abnehmen, bis schließlich nach Überschreitung der Unterschiedsschwelle $r' = n$ wird. Der Reizunterschied $i_1 - i = D$ wird demnach von vornherein so zu wählen sein, daß das Intervall zwischen $\frac{r'}{n} = \frac{1}{2}$ und $\frac{r'}{n} = 1$ eingehalten wird. In diesem Intervall wird $\frac{r'}{n}$ für jeden

[1] Der Ausdruck zweifelhafte Fälle, den FECHNER für alle zwischen $i_1 > i$ und $i_1 < i$ vorkommenden Urteile ursprünglich einführte, ist, wie schon F. BOAS (PFLÜGERS Archiv, Bd. 26, S. 494) mit Recht bemerkte, nicht zutreffend, weil bei den in Rede stehenden Fällen im allgemeinen das Urteil nicht zweifelhaft ist, sondern bei zureichender Befähigung und Übung der Beobachter mit voller Sicherheit auf gleich lautet. Kommen noch vereinzelt Fälle wirklichen Zweifels vor, wo dann das Urteil zwischen den drei Fällen $i_1 > i$, $i > i_1$ und $i_1 = i$ schwankt, so sind dies Fälle, die offenbar den Gleichheitsfällen nicht gleichwertig sind. Da sie übrigens mit der zunehmenden Übung so gut wie ganz verschwinden, so kann die besondere Behandlung derselben dahingestellt bleiben. Wo sie vorkommen, können sie ohne Bedenken zu den Gleichheitsfällen gezählt werden, wo sie auf das Resultat ohne merklichen Einfluß bleiben. (Vgl. hierzu JUL. MERKEL, Philos. Stud., Bd. 4, S. 126 f.) Im Widerspruch mit dieser in der Ausbildung der psychischen Methodik eingetretenen Anerkennung der Tatsache, daß das Wort »zweifelhaft« ursprünglich ein im allgemeinen nicht passend gewählter Ausdruck für »gleich« war, hat übrigens G. E. MÜLLER die zweifelhaften Fälle unter dem Namen der »unentschiedenen« zu rehabilitieren gesucht, während er umgekehrt den wirklichen Gleichheitsfällen nur eine ausnahmsweise Geltung einräumt (Ergebnisse der Physiol. von ASHER und SPIRO, II, 2, 1893, S. 284.) Dieses scheint mir ein Rückschritt, nicht bloß im Ausdruck, sondern auch in der Auffassung der Methode. »Zweifelhaft« und »unentschieden« sind Reflexionsbegriffe. Sie schließen in sich, daß der Beobachter hin und her überlegt, welche Empfindung er als die stärkere, welche als die schwächere anerkennen soll. Ein solcher Zustand der Reflexion ist aber zur Gewinnung brauchbarer Ergebnisse so ungeeignet wie möglich. Das gleich, größer und kleiner muß sich dem Beobachter unmittelbar in der Empfindung aufdrängen. In ihr gibt es aber keinen Zweifel, und wo dieser erst sich einmengt, da werden die Resultate notwendig durch die unberechenbaren Nebeneinflüsse gefälscht, unter denen eine solche Überlegung zustande kommt.

Wert von D um dieselbe Größe C zunehmen, um welche $\frac{f'}{n}$ abnimmt, so daß allgemein die Beziehungen gelten:

$$\frac{r'}{n} = \frac{1}{2} + C, \quad \frac{f'}{n} = \frac{1}{2} - C.$$

Nimmt man nun an, daß C nach demselben Gesetze von D abhängig sei, nach welchem gemäß der Wahrscheinlichkeitstheorie die relative Möglichkeit eines Beobachtungsfehlers mit dessen Größe sich ändert, so entspricht dieser Vorauzsetzung die oben (S. 571) angeführte Gaussche Formel, der man für diesen Fall die Form geben kann:

$$C = \frac{1}{\sqrt{\pi}} \int_0^{hD=t} e^{-t^2}\, dt.$$

Nimmt man an, daß das Präzisionsmaß h der Unterschiedsempfindlichkeit proportional sei, so lassen sich nun, sobald nur die zu einem gegebenen Verhältnis $\frac{r'}{n}$ gehörigen Werte von t bekannt sind, die Quotienten $\frac{t}{D} = h$ als Maße der Unterschiedsempfindlichkeit betrachten. Statt also, wie oben (S. 601) angegeben, denjenigen Wert D als reziprokes Maß der Unterschiedsempfindlichkeit zu benutzen, welchem ein konstantes Verhältnis $\frac{r'}{n}$ entspricht, kann man mit Hilfe der gedachten Annahme ein beliebiges zwischen 0 und der Unterschiedsschwelle $S = D_u$ gelegenes D nehmen und dann das ihm entsprechende Präzisionsmaß h als Maß der Unterschiedsempfindlichkeit verwenden. Zu diesem Behuf bedient man sich der zu den praktischen Zwecken der Fehlerausgleichung berechneten Tabellen zusammengehöriger Werte von C und t oder einfacher der hieraus von Fechner berechneten zusammengehörigen Werte von $\frac{r}{n}$ und t, wie sie in der folgenden Tabelle wiedergegeben sind[1]. Mittels dieser Tabelle gewinnt man aus der Gleichung $h = \frac{t}{D}$ das Präzisionsmaß h. Bei dieser Bestimmung ist aber vorausgesetzt, daß die Häufigkeitskurve, dem Gaussschen Gesetz gemäß, von der in Fig. 143 dargestellten Form der einfachen Exponentialfunktion nicht wesentlich abweicht. Da diese Voraussetzung, die von Fechner als eine selbstverständliche betrachtet wurde, nur in verhältnismäßig seltenen Fällen zutrifft, so kann diese Bestimmung von h im allgemeinen nur als eine sehr entfernte Annäherung gelten, und eine exakte Bestimmung würde nur mittels der auf S. 571 erwähnten Reihenentwicklung

[1] Elemente, Bd. 1, S. 108. Revision 66. Bei Benutzung der oben geschilderten Fechnerschen Rechnungsmethode ist an Stelle von r in der folgenden Fundamentaltabelle unmittelbar der reduzierte Wert r' anzuwenden. Eine ausführlichere, auch für andere statistische Abzählungsmethoden brauchbare Tabelle des Gaussschen Fehlerintegrals ist von Bruno Kämpfe berechnet worden (Philos. Stud., Bd. 9, 1894. S. 145). Eine fünfstellige Tabelle hat G. F. Lipps im Anhang zu der von ihm bearbeiteten Kollektivmaßlehre Fechners (S. 467 ff.) mitgeteilt.

Fundamental-Tabelle der Methode der richtigen und falschen Fälle.

$\frac{r}{n}$	$t = hD$	Diff.	$\frac{r}{n}$	$t = hD$	Diff.	$\frac{r}{n}$	$t = hD$	Diff.
0,50	0,0000	177	0,71	0,3913	208	0,91	0,9481	455
0,51	0,0177	178	0,72	0,4121	212	0,92	0,9936	500
0,52	0,0355	177	0,73	0,4333	216	0,93	1,0436	558
0,53	0,0532	178	0,74	0,4549	220	0,94	1,0994	637
0,54	0,0710	180	0,75	0,4769	225	0,95	1,1631	748
0,55	0,0890	178	0,76	0,4994	230	0,96	1,2379	918
0,56	0,1068	179	0,77	0,5224	236	0,97	1,3297	1225
0,57	0,1247	181	0,78	0,5460	242	0,98	1,4531	1928
0,58	0,1428	181	0,79	0,5702	249	0,99	1,6438	∞
0,59	0,1609	182	0,80	0,5951	257	1,00	∞	
0,60	0,1791	183	0,81	0,6208	265			
0,61	0,1974	185	0,82	0,6473	274			
0,62	0,2160	187	0,83	0,6747	285			
0,63	0,2347	188	0,84	0,7032	297			
0,64	0,2535	190	0,85	0,7329	310			
0,65	0,2725	192	0,86	0,7639	326			
0,66	0,2917	194	0,87	0,7965	343			
0,67	0,3111	196	0,88	0,8308	365			
0,68	0,3307	199	0,89	0,8673	389			
0,69	0,3506	202	0,90	0,9062	419			
0,70	0,3708	205						

der Funktion Φ möglich sein, eine Berechnung, die sich aber aus den dort erwähnten Gründen für psychologische Zwecke bis jetzt als unausführbar erwiesen hat. So bieten denn auch die von FECHNER und nach ihm von andern Beobachtern auf Grund von Versuchen berechneten Präzisionsmaße sehr erhebliche Abweichungen von den zu erwartenden Werten, Abweichungen, die jedenfalls zu einem großen Teil auf die Asymmetrien der Häufigkeitskurve zurückgeführt werden können. Immerhin kann, wie schon FECHNERS eigene Versuche gezeigt haben, die nach der obigen Methode berechnete Größe h als Näherungswert verwendet werden, der einen ungefähren Maßstab für die Beziehungen verschiedener Beobachtungsreihen zueinander und zu den Ergebnissen der Abstufungsmethoden abgeben mag.

Anders verhält sich das mit den weiteren Versuchen, auf Grund des GAUSSschen Fehlergesetzes die Unterschiedsschwelle zu berechnen. Sie sind nicht bloß deshalb verfehlt, weil es unzweckmäßig ist, auf einem indirekten und zweifelhaften Weg Größen zu ermitteln, für deren Bestimmung uns zuverlässige direkte Wege in den Abstufungsmethoden offen stehen, sondern sie sind es auch deshalb, weil sich die durchgängige Irregularität der Häufigkeits-

kurven bei solchen Berechnungen der Unterschiedsschwelle in gesteigertem Maße geltend macht. Obgleich daher die für diesen Zweck vorgeschlagenen mathematischen Betrachtungsweisen kaum zu Anwendungen geeignet sind, so mögen doch die in dieser Beziehung eingeschlagenen mathematischen Gedankengänge hier kurz skizziert werden, da sie in den theoretischen Erörterungen über die psychischen Maßmethoden noch gegenwärtig eine gewisse Rolle spielen.

G. E. Müller, der zuerst diesen Weg einer Berechnung der Unterschiedsschwelle einschlug, und Fechner suchten diese zunächst mittels der Gleichheits- oder g-Fälle zu gewinnen. Diese Fälle betrachteten sie als einem Gebiete der Empfindungen angehörig, das zwischen $i_1 > i$ und $i_1 < i$ mitten inne liege. Nennen wir das ganze Gebiet T, so wird ein bestimmter Punkt inmitten desselben als derjenige angenommen, welchem die aus der Verteilung der r, f und g hervorgehende ideale Gleichheit der Empfindungen i_1 und i entspricht. Bezeichnet man den unter diesem Gleichheitspunkte liegenden Teil von T mit S_I, den darüber liegenden mit S_{II}, so entspricht der Strecke S_I eine Abnahme von D um einen der Größe S_I äquivalenten Wert, ebenso der Strecke S_{II} einer dieser entsprechende Zunahme von D. Im ersten Falle wird aber gleichzeitig $\frac{r'}{n}$ um $\frac{g}{2}$ abnehmen, im zweiten wird es um $\frac{g}{2}$ zunehmen. Man erhält also für die Beziehung der gedachten Größen $D - S_I$ und $D + S_{II}$ zu den r- und g-Fällen die Gleichungen:

$$1)\quad \frac{r' - \frac{g}{2}}{n} = \frac{r}{n} = \frac{1}{2} + \frac{1}{\sqrt{\pi}} \int_0^{h(D - S_I) = t_I} e^{-t^2}\, dt$$

$$2)\quad \frac{r' + \frac{g}{2}}{n} = \frac{r+g}{n} = \frac{1}{2} + \frac{1}{\sqrt{\pi}} \int_0^{h(D + S_{II}) = t_{II}} e^{-t^2}\, dt.$$

Aus den Beziehungen $t = hD$, $t_I = h(D - S_I)$, $t_{II} = h(D + S_{II})$ ergibt sich:

$$3)\quad S_I = \frac{t - t_I}{t} \cdot D, \qquad S_{II} = \frac{t_{II} - t}{t} \cdot D, \qquad T = \frac{t_{II} - t_I}{t} \cdot D.$$

Die Werte S_I und S_{II} werden von Fechner als Partialschwellen, T als Totalschwelle definiert. Sie lassen sich berechnen, wenn man die Quotienten $\frac{r'}{n}$, $\frac{r}{n}$ und $\frac{r+g}{n}$ bestimmt, in der Fundamentaltabelle die ihnen entsprechenden t-Werte aufsucht, welche dann mit t, t_I und t_{II} zu bezeichnen und in die Formeln 3 einzusetzen sind. Unter den so gewonnenen Werten würden die Schwellen S_I und S_{II} den gewöhnlichen, nach der Methode der Minimaländerungen erhaltenen Unterschiedsschwellen in ihrer Bestimmungsweise am nächsten verwandt, wenn auch wegen der abweichenden Bedingungen der Methode keineswegs mit ihnen identisch sein. Diese nächste Methode der Schwellenbestimmung mittels der r- und f-Fälle begegnet jedoch schon deshalb Bedenken, weil die Erfahrung zeigt, daß die Zahl der g-Fälle, je nachdem das bei der Methode angewandte Verfahren ein wissentliches oder

ein unwissentliches ist, sehr bedeutende Unterschiede und Schwankungen darbietet. So stellte BRUNO KÄMPFE[1] bei der experimentellen Prüfung der Methode fest, daß die g-Fälle nur bei dem wissentlichen Verfahren die zur Schwellenbestimmung erforderliche konstante Verteilung darboten, während sie sich bei dem unwissentlichen ganz unregelmäßig verhielten. Da aber das unwissentliche Verfahren gerade bei den Abzählungsmethoden aus sonstigen Gründen vorzuziehen ist, was sich auch in der größeren Konstanz des Präzisionsmaßes verrät, so ist damit die Brauchbarkeit dieser einseitig auf die g-Fälle gegründeten Schwellenbestimmung überhaupt in Frage gestellt. Wahrscheinlich sind, abgesehen von der nicht berücksichtigten Irregularität der Streuungskurve die zur Berechnung der Werte S_I und S_{II} benutzten g-Fälle nicht bloß von der Unterschiedsempfindlichkeit, sondern außerdem von andern je nach der Methode wechselnden Bedingungen des Bewußtseins, wie der Kenntnis der wirklichen Reizverhältnisse, dem Zustand der Erwartung u. a., abhängig. Außerdem spricht gegen diese Art der Schwellenbestimmung schon der Umstand, daß bei ihr durchweg Größen gefunden werden, die von den mittels der Methode der Minimaländerungen direkt gefundenen Schwellenwerten sehr erheblich abweichen. Schließlich lassen sich aber auch noch gegen die der Betrachtungsweise FECHNERS zugrunde liegende Behandlung der Gleichheitsfälle gerechte Bedenken erheben. Die gleiche Verteilung derselben unter r und f wird nämlich nur so lange für zulässig gelten können, als der Reizunterschied D nur sehr wenig von null verschieden ist. Diese Bedingung ist jedoch im allgemeinen nicht erfüllt. Um zu einer richtigeren Verwertung der g-Fälle zu gelangen, schlug daher G. E. MÜLLER vor, sie nicht gleichmäßig zwischen r und f zu halbieren. Vielmehr dachte er sich dieselben um den vorhin definierten Gleichheitspunkt inmitten der Strecke T gleichmäßig auf beiden Seiten verteilt. Unter dieser Voraussetzung ist $S_I = S_{II} = \frac{T}{2}$, welchen Wert MÜLLER mit S bezeichnete und als die wirkliche Unterschiedsschwelle betrachtete. Drückt man S direkt in t_I und t_{II} aus, so erhält man dann die Gleichung:

$$4)\quad S = \frac{t_{II} - t_I}{t_I + t_{II}} D.$$

Die Auffassung MÜLLERS führt demnach zu einer gesonderten Behandlung der Fälle r, f und g, und sie führt zu Formeln für $\frac{r}{n}$, $\frac{f}{n}$ und $\frac{g}{n}$, welche an Stelle des Produktes hD in der GAUSSschen Formel (S. 604) sogleich die Produkte $h(D - S)$ und $h(D + S)$ enthalten, analog den obigen Formeln 1) und 2)[2]. Dieselbe proportionale Verteilung der Gleichheitsfälle benutzte dann JUL. MERKEL, um eine richtigere Bestimmung des Präzisionsmaßes, das er als Maß der Unterschiedsempfindlichkeit festhielt, zu gewinnen. Auch bei ihm bestand die Verteilung darin, daß nicht die Summe der g-Fälle, sondern das aus dem GAUSSschen Gesetz sich ergebende Gebiet, in welchem jene vorkommen, halbiert wurde, worauf er dann die der Hälfte dieses Gebietes

---

[1] Philos. Stud., Bd. 8, 1893, S. 511 ff.

[2] G. E. MÜLLER, Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 36 ff. PFLÜGERS Archiv, Bd. 19, 1879, S. 191. Hierzu FECHNER, Revision, S. 84 ff.

entsprechenden g-Fälle den richtigen Fällen zurechnete. Diese Verteilung fällt mit der FECHNERschen nur dann vollkommen zusammen, wenn $D = 0$ ist, weil nur dann die Wahrscheinlichkeit, daß ein Gleichheitsurteil richtig oder falsch sei, gleich groß ist. Ist dagegen D nicht $= 0$, so wächst damit auch die Wahrscheinlichkeit, daß ein Fall g einem richtigen Fall näher als einem falschen liege. Demgemäß benutzte MERKEL die oben angegebenen FECHNERschen Umformungen 1) und 2) des GAUSSschen Integrals für $\frac{r}{n}$ und $\frac{r+g}{n}$, suchte in der Fundamentaltabelle (S. 605) zuerst den Wert t_I für $\frac{r}{n}$, dann t_{II} für $\frac{r+g}{n}$ und nahm aus beiden Werten das arithmetische Mittel. Sucht man zu dem so erhaltenen Werte $\frac{t_I+t_{II}}{2}$ das zugehörige Verhältnis $\frac{r'}{n}$ auf, so ist $n\left(\frac{r'}{n}-\frac{r}{n}\right) = r' - r = g'$, d. h. gleich der Anzahl der Gleichheitsfälle, die zu den richtigen hinzugezählt werden müssen. Die aus den Formeln 1), 2) und 4) zu berechnende mittlere Schwelle S, welche von MÜLLER als Unterschiedsschwelle betrachtet worden ist, fand MERKEL für hierzu ungeeignet, weil sich der Wert derselben, wie seine Versuche ergaben, mit D verändert. Hiermit stimmen auch die Ergebnisse von KÄMPFE überein, der die relative Zahl der g-Fälle überhaupt so veränderlich fand, daß an eine andere Verwertung derselben als an eine solche durch passende Verteilung auf die r- und f-Fälle nicht zu denken war. Um die obere und untere Schwelle S_o und S_u zu bestimmen, ging daher MERKEL auf die Verteilung der positiven und negativen Fehler zurück. Wird das Intervall der ersteren mit C, das der letzteren mit c bezeichnet, so ist dann für eine Reizstärke i:

$$5)\quad S_o = i\,\frac{S}{i-c}, \qquad S_u = i\,\frac{S}{i+C+D}$$

oder näherungsweise:

$$5a)\quad S_o = \frac{2iS}{2i+D-S}, \qquad S_u = \frac{2iS}{2i+D+S}.$$

Die mittlere Schwelle S (in Gleichung 4) kann hiernach nur indirekt zur Prüfung der Unterschiedsempfindlichkeit dienen, indem man sie nämlich in die Ausdrücke 5) oder 5a) für die obere und untere Schwelle einführt. Auch gegen diese Schwellenbestimmung gelten jedoch die oben hervorgehobenen Bedenken, da auch sie von den g-Fällen abhängt. Es bleibt somit nur das Präzisionsmaß h in der ihm schon von FECHNER zugeschriebenen Bedeutung einer Größe, die der absoluten Unterschiedsempfindlichkeit proportional ist. Doch müßte es, um die richtige Verteilung der g-Fälle zur Geltung zu bringen, nicht aus $\frac{t}{D}$, sondern nach MERKELS Vorgang aus der Gleichung $h = \frac{t_I + t_{II}}{2D}$ berechnet werden. Für den besonderen Fall einer Konstanz der relativen Unterschiedsempfindlichkeit müßte dann schließlich die Bedingung erfüllt sein:

$$6)\quad h\sqrt{2\,i(i \pm D) + D^2} = \text{const.},$$

welche, wenn $D = 0$ oder im Verhältnis zu i sehr klein ist, übergeht in

$$6a)\ h \,.\, i = \text{konst.}$$

Ihr würde unter der Voraussetzung, daß die regelmäßige Verteilung der g-Fälle zur Bestimmung der Werte S_o und S_u sich eignete, noch die andere

$$7)\ \frac{S_o + i}{i} = \frac{i}{i - S_u} = \text{konst.}$$

zur Seite treten. Diese Gleichungen würden den bei der Methode der Minimaländerungen für den gleichen Fall unter Berücksichtigung der Schätzungsdifferenz abgeleiteten Bedingungen $\frac{\Delta}{r} = \text{konst.}$ und $\frac{r_o}{R} = \frac{R}{r_u} = \text{konstant}$ entsprechen. Keine dieser Berechnungsweisen führt jedoch in der Anwendung auf das vorliegende Versuchsmaterial zu brauchbaren Ergebnissen, was im Hinblick auf die Irregularität der Häufigkeitskurve und auf die zweifelhafte, in den verschiedenen Untersuchungszeiten anscheinend schwankende Bedeutung der g-Fälle nicht wundernehmen kann. Der einzig übrig bleibende Weg bleibt also der direkte einer Bestimmung des Zuwachsreizes $D_u = S$, der durch den Quotienten $\frac{r'}{n} = \frac{1}{2}$ charakterisiert ist. Diese direkte Bestimmung hat zugleich den Vorteil, daß auf sie die möglicherweise dem Zweifel unterliegende Verteilung der g-Fälle bei der gewöhnlich vorkommenden Frequenz derselben nur einen verschwindenden Einfluß ausübt, ebenso wie die eventuell zur Gewinnung von D_u aus einem oberhalb und unterhalb gelegenen D vorzunehmende einfache Interpolation, zwischen je engeren Grenzen sie vorzunehmen ist, um so weniger eine nennenswerte Abweichung veranlassen kann.

Mit Rücksicht auf die gerechten Bedenken, denen diese auf dem Gaussschen Fehlergesetze ruhenden theoretischen Bestimmungen der Unterschiedsschwelle begegnen, sind endlich in neuerer Zeit noch einige Versuche gemacht worden, andere rechnerische Grundlagen für eine solche Bestimmung zu gewinnen, die von Voraussetzungen über die näheren Verteilungsgesetze der Urteile überhaupt unabhängig sind. So hat G. E. Müller vorgeschlagen, für die drei Urteilsarten größer, gleich und kleiner sogenannte »Idealgebiete« anzunehmen, bei denen vorausgesetzt werde, daß sich innerhalb derselben die Urteile gleichmäßig verteilen würden, wenn keine »zufälligen Fehlervorgänge« vorhanden wären. Aus diesen Idealgebieten soll man dann wieder das der Gleichheitsfälle herausgreifen und dem für dieses gefundenen Werte die Unterschiedsempfindlichkeit U umgekehrt proportional setzen. Es würde danach U zu bestimmen sein durch eine Formel

$$U = \frac{l \,.\, \Sigma g}{n},$$

worin g die Gleichheitsurteile, n die Summe aller Urteile und l die Reizdifferenz zweier aufeinander folgender Glieder bezeichnet[1]. Abgesehen von der Willkürlichkeit der gemachten Voraussetzungen ist aber dieser Vorschlag schon deshalb unzulässig, weil er die Berechnung der Unterschiedsempfind-

[1] G. E. Müller, Ergebnisse der Physiologie II, 2, S. 420ff.

lichkeit auf die fragwürdigste und irregulärste der Urteilsarten, die Gleichheitsfälle gründet[1]. Ebenso hat G. F. LIPPS nach seiner Methode der Mittelwerte, die im übrigen für die Untersuchung der Stauungskurven sehr schätzbare Dienste leistet, Formeln für die wahrscheinlichen Werte der Unterschiedsschwelle zu gewinnen gesucht. Diese weichen aber von den empirisch gefundenen wirklichen Werten so sehr ab, daß sie unmöglich als Ersatzmittel für diese und nicht einmal etwa als »untere Grenzwerte« angesehen werden können[2]. So bleibt nach dem Fehlschlagen aller dieser Versuche als der einzige, ohnehin durch die Veränderlichkeit der subjektiven Bedingungen vorgezeichnete Weg die direkte Bestimmung der Unterschiedsschwelle mittels einer zureichenden Reihe von D-Werten übrig, aus denen die dem Verhältnis $\frac{r'}{n} = \frac{1}{2}$ nächstkommenden D gewählt werden, um aus ihnen nach der oben (S. 594) angegebenen Interpolationsformel D_u zu bestimmen. Sie nimmt im vorliegenden Fall die Form an:

$$D_u = \frac{D'(50 - u'') + D''(u' - 50)}{u' - u''},$$

worin D' und D'' den oberen und unteren empirisch bestimmten mittleren D-Wert bezeichnet, zwischen denen D_u liegt, während wir unter u' die Prozentzahl aller Fälle (unter Berücksichtigung der g-Fälle) verstehen, in denen D', unter u'' aber diejenige, in der D'' richtig aufgefaßt wurde. In Anbetracht der Nähe, in der bei geeigneter Versuchsanordnung die D-Werte bei einander liegen, kann diese lineare Interpolation in allen Fällen als vollkommen zureichend gelten.

Bei der Methode der drei Fälle sucht man im allgemeinen eine Elimination der von der Zeit- und eventuell auch von der Raumlage abhängigen konstanten Fehler zu erzielen, indem man die Versuche bei den verschiedenen Zeit- und Raumlagen anstellt und aus den so gewonnenen Ergebnissen das Mittel zieht. Führt man z. B. die Versuche bei einer aufsteigenden Reihenfolge i_1, i_2, i_3 . . . . . der Reize aus, so entsteht ein Zeitfehler, der durch eine gleiche Anzahl unter sonst gleichen Bedingungen in der umgekehrten Reihenfofge ausgeführter Versuche . . . . . i_3, i_2, i_1 kompensiert werden kann. Läßt man ferner von den verglichenen Reizen i und i_1 den ersten i auf eine Stelle a, den zweiten i_1 auf eine Stelle b eines Sinnesorgans, z. B. der Haut, einwirken, so entsteht ein Einfluß der Raumlage, der durch Versuche mit der entgegengesetzten Raumlage ib und $i_1 a$ zu eliminieren ist. Kommen verschiedene Zeit- und Raumlagen nebeneinander vor, so können alle möglichen Kombinationen derselben in verschiedenen Versuchsreihen durchgeführt werden. Da die Abzählungs- in weit höherem Grade als die vorangegangenen Abstufungsmethoden auf das Gebiet der Empfindungsintensität eingeschränkt sind und auf solche Fragen, bei denen die Ermittelung einseitiger Abweichungen selbst in Frage kommt, wie z. B. auf die Probleme des Zeitsinnes und der

---

[1] Das wird noch augenfälliger, wenn man mit MÜLLER die g-Fälle als »unentschiedene« auffaßt. Ein Verfahren, bei dem man die sicheren Beobachtungen beiseite läßt, um die zweifelhaften zu verwerten, ist jedenfalls unzulässig, ob es sich nun um psychologische oder um andere Messungen handeln möge.

[2] KELLER, Psychol. Stud., Bd. 13, S. 60 ff.

extensiven räumlichen Vorstellungen keine Anwendung zulassen, so kommt bei ihnen auch dieses Eliminationsverfahren noch am meisten in einer der physikalischen Fehlerelimination ähnlichen Weise zur Anwendung. Darum hängt aber auch diese Eigenschaft zugleich mit der verhältnismäßig geringeren Bedeutung zusammen, welche diese Methode als allgemeine psychologische Maßmethode besitzt. Um ihr wenigstens auf dem beschränkten Gebiete, auf das sie angewiesen ist, eine etwas größere Vielseitigkeit zu geben, erweist es sich daher in mancher Beziehung als zweckmäßig, über die Zahl der drei Hauptfälle hinauszugehen. Man gelangt so zu der folgenden Modifikation der Methode.

b. Methode der mehrfachen Fälle.

Indem sich die Methode der drei Fälle auf jene Unbestimmtheit der psychischen Größenvergleichung gründet, die neben dem »gleich« nur das »ebenmerklich größer« und das »ebenmerklich kleiner« als relativ exakte quantitative Vergleiche kennt, schließt sie weitere Unterscheidungen insofern nicht aus, als von dem »ebenmerklich« stets mindestens auch noch ein »mehr als ebenmerklich« zu unterscheiden sein wird. Doch bleibt diese Urteilsstufe bei dem für die Abzählungsmethode verwendbaren Reizunterschiede immerhin auf die engen Grenzen eingeschränkt, innerhalb deren auch noch Gleichheits- und Ebenmerklichkeitsurteile vorkommen. Wir können daher diese weiteren Stufen als die des »deutlich merklichen« bezeichnen. Auf solche Weise lassen sich diesseits und jenseits von der Gleichheit je zwei Unterscheidungen ausführen, wodurch im ganzen fünf Fälle entstehen. Wir wollen sie sukzessiv mit $e' \ll e$, $e' < e$, $e' = e$, $e' > e$, $e' \gg e$ symbolisch bezeichnen, wobei $<$ und $>$ wieder ebenmerklich kleiner und größer, $\ll$ und $\gg$ aber deutlich größer und kleiner ausdrücken sollen. Wendet man hiernach das Abzählungsverfahren in der Weise an, daß statt der drei die angegebenen fünf Urteile zugelassen werden, so setzt dies allerdings, falls jedesmal ein unmittelbar sicheres Urteil erfolgen und jede störende Reflexion vermieden werden soll, eine größere Übung voraus, als bei der Methode der drei Fälle nötig ist. Auch erweist sich eine Überschreitung der angegebenen Fünfzahl praktisch als unausführbar. Innerhalb dieser Grenzen bildet aber diese Methode der mehrfachen Fälle eine nützliche Erweiterung der Abzählungsmethoden, indem sie durch die Vermehrung der Urteilsstufen namentlich auch eine bessere Vergleichung der Ergebnisse der Abzählungs- mit denen der Abstufungsmethoden möglich macht. Danach ergibt sich von selbst das einzuschlagende Verfahren. Ein gegebener Normalreiz i wird in einer ersten Versuchsreihe jedesmal mit einem Vergleichsreiz $i + D_1$, in einer zweiten mit $i + D_2$, in einer dritten mit $i + D_3 \ldots$, ebenso mit $i - D_1$, $i - D_2 \ldots$ verglichen, wobei jedesmal wieder die beiden Reize i und $i \pm D$ unregelmäßig in ihrer Aufeinanderfolge wechseln.

Dann werden bei andern Reizstärken i_1, i_2, i_3, i_4 ... ähnliche Versuchsreihen ausgeführt und schließlich für jedes i derjenige Wert D_u ermittelt, bei dem der Quotient $\frac{r'}{n} = \frac{1}{2}$ ist. Diese Bestimmung führt man aus, indem man bei jedem Werte von i aus der Reihe der D diejenigen beiden Werte nimmt, die dem gesuchten D diesseits und jenseits am nächsten liegen, worauf wie oben wieder durch Interpolation D_u ermittelt wird. Letzteres geschieht nun in jeder Versuchsreihe unabhängig für die »ebenmerklichen« und für die »deutlichen« Unterschiede. Man erhält so schließlich zwei der Reizskala i, i_1, i_2, i_3 ... bzw. der Empfindungsskala e, e_1, e_2, e_3 ... zugehörige Reihen von Unterschiedsschwellen D_{u_1} und D_{u_2}, von denen wir die erste als die »Ebenmerklichkeitsschwelle«, die zweite als die »Deutlichkeitsschwelle« bezeichnen können. Diese Schwellen werden dann bei ihrer Verfolgung durch die verschiedenen Stufen der angewandten Reizskala zunächst wieder unabhängig voneinander behandelt und endlich die Ergebnisse verglichen. Ähnlich verhält es sich mit der Konstruktion der Häufigkeitskurven, die ein Bild der Streuung der jedesmaligen Vergleichungsurteile gewähren.

Die Methode der mehrfachen Fälle ist zuerst von E. Mosch im Gebiet der Schallempfindungen zum Zweck der Prüfung der Anwendbarkeit des Gaussschen Gesetzes und seiner Erweiterungen auf die Abzählungsmethoden angewandt worden[1]. Unabhängig von ihm hat sich gleichzeitig A. Wreschner der Ausdrücke »deutlich kleiner« und »deutlich größer« zur Charakterisierung der nächsten Übermerklichkeitsstufen bedient[2]. Eine speziellere Prüfung dieser Methode in ihrem Verhältnis zu der Methode der Minimaländerungen ebenfalls bei Schallempfindungen wurde endlich von Hans Keller ausgeführt[3]. A priori könnte man vielleicht daran denken, außer den angenommenen fünf Stufen noch weitere, etwa »viel größer« und »viel kleiner«, in den Vergleichungsurteilen zu verwenden. Die Fünfzahl ist aber hier, wie man sich bei der Ausführung der Versuche überzeugt, und wie übrigens nach den oben (S. 546 ff.) erörterten Verhältnissen der psychischen Größenmessung begreiflich ist, ein nicht überschreitbares Maximum, über das hinaus keine Versuchsübung mehr die schädlichen Einflüsse notgedrungener Reflexion und zweifelhaften Schwankens zu beseitigen vermag.

Entwirft man auf Grund der nach der Methode der mehrfachen Fälle erzielten Ergebnisse Häufigkeitskurven, so lassen diese, da die Methode zugleich die der drei Hauptfälle mit einschließt, die Verhältnisse der Abzählungsmethoden am vollständigsten überblicken. Die Kurvensysteme A, B und C in Fig. 147 veranschaulichen dies an Versuchsresultaten von drei verschiedenen Beobachtern bei den gleichen Reizeinwirkungen. Auf der Abszissenachse sind hierbei die Reizdifferenzen D von einem mittleren Punkte $D = 0$ ($i_1 = i$)

1 Erich Mosch, Phil. Studien, Bd. 14, 1898, S. 491 ff.
2 A. Wreschner, Methodologische Beiträge zu psychophysischen Messungen, 1898.
3 H. Keller, Psychol. Stud., Bd. 3, 1907, S. 49 ff.

aufgetragen, rechts die Vergleichsreize $i_1 = i + D_1$ . . . . , links $i_1 = i - D_1$ . . . . Die Ordinaten entsprechen der relativen Häufigkeit der zugehörigen Vergleichsurteile. Danach besteht jede Figur aus fünf, den fünf Urteilsarten nach ihrer Frequenz entsprechenden Kurven. Die ausgezogene stellt die Verteilung der Gleichheitsurteile, die punktierte (. . . .) die der Urteile »ebenmerklich kleiner« ($e' < e$), die unterbrochene (— — — —) die der Urteile »ebenmerklich größer« ($e' > e$), endlich die unterbrochen punktierte links (— · · — · · — · · —) die »deutlich kleiner« ($e' \ll e$), rechts (— · — · — · —) die »deutlich größer« ($e' \gg e$) dar. Man sieht unmittelbar an diesen Beispielen, wie in keinem Fall, die Häufigkeitskurve mit dem Gang der einfachen Exponentialfunktion (Fig. 143) übereinstimmt, immerhin aber ihr in einzelnen

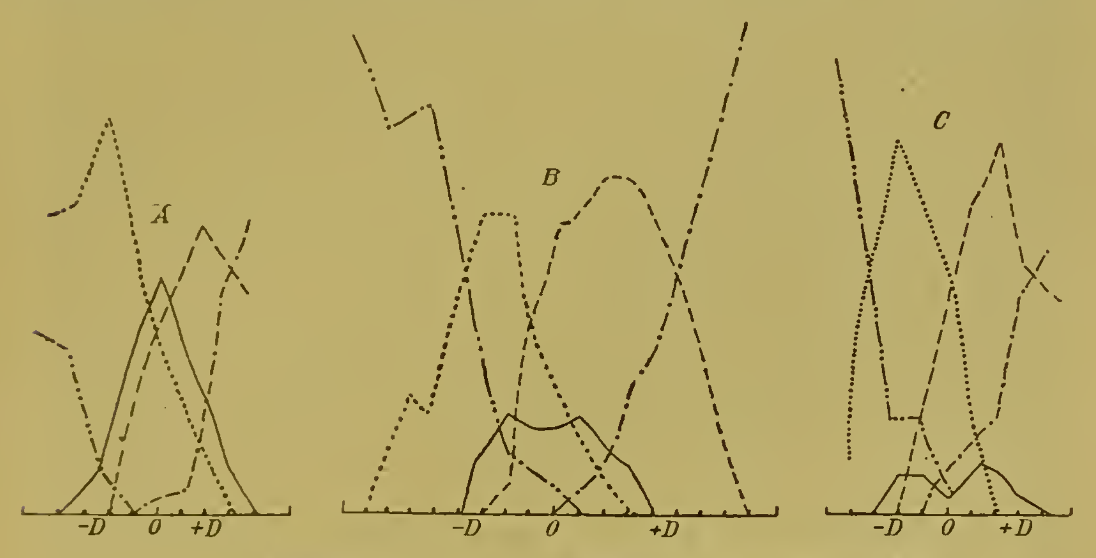


Fig. 147. **Häufigkeitskurven nach der Methode der mehrfachen Fälle.**

Fällen nahe kommt (*A*). In der Mehrzahl dieser Fälle entfernt sie sich aber beträchtlich, so daß eine Benutzung des Gaussschen Gesetzes und meist auch eine solche des sogenannten zweiseitigen Gesetzes nach Fechner (siehe oben S. 571) unzureichend ist. Nicht minder erweisen sich aber die sonst vorgeschlagenen Berechnungsmethoden als unanwendbar, teils weil sie bloß die Gleichheitsurteile zugrunde legen, die bei den verschiedenen Beobachtern zum Teil ein völlig abweichendes Verhalten darbieten, teils weil sie Werte ergeben, die zwar den wirklichen Unterschiedsschwellen einigermaßen parallel zu gehen scheinen, dabei aber so weit unter den direkt bestimmten Schwellen liegen, daß sie unmöglich an deren Stelle verwendet werden können[1]. So bleibt auch hier nur die direkte Bestimmung der Unterschiedsschwelle mittels der Herbeiziehung einer größeren Zahl von *D*-Werten und einer schließlichen Interpolation zwischen den nächstliegenden unter diesen, ein Verfahren, das nicht bloß von hypothetischen Voraussetzungen und von der einseitigen Berücksichtigung einzelner Urteilsarten frei ist, sondern auch tatsächlich die unter sich am besten übereinstimmenden Ergebnisse liefert. Vergleicht man die

[1] H. Keller, Psychol. Stud., Bd, 3, S. 54.

fünf verschiedenen Häufigkeitskurven, die jedes der Kurvensysteme *A*, *B* und *C* (Fig. 147) vereinigt, miteinander, so fällt übrigens in die Augen, daß ebenso die Kurven der »Deutlichkeits-« wie die der »Ebenmerklichkeitsurteile« ein verhältnismäßig regelmäßiges Verhalten darbieten. Die aus den letzteren sich ergebende Unterschiedsschwelle stimmt zugleich sehr nahe mit der Unterschiedsschwelle der Minimalmethode überein. Völlig auseinander fallen aber die Kurven der Gleichheitsurteile. Zeigt diese bei einzelnen Beobachtern einen ziemlich regelmäßigen Gang, so ist sie bei andern mehr oder minder asymmetrisch (*B*), oder völlig irregulär (*C*). Besonders aber ist auch die relative Anzahl der Gleichheitsurteile eine außerordentlich schwankende. So bestätigt diese Prüfung der Methoden, daß alle Versuche einer mathematischen Ableitung der Unterschiedsschwellen aus den allgemeinen Verteilungsgesetzen bei wechselnden *D*-Werten hinfällig sind, und daß sich als die allein haltbare Methode die der direkten experimentellen Aufsuchung der Schwellen bewährt. Immerhin ist der auf die Gewinnung jener Methoden aufgewandte mathematische Scharfsinn nicht ganz vergeblich gewesen, sollte er auch nur in dem negativen Ergebnisse bestehen, daß weder das Gausssche Gesetz noch die für objektive Kollektivgegenstände entwickelten Prinzipien der Kollektivmaßlehre unmittelbar auf die psychische Messung übertragbar sind. Daneben ist aber auch das positive Verdienst zu schätzen, daß diese analytischen Bemühungen allerdings auf einem Umwege auf die Konstruktion der Häufigkeitskurven geführt haben, die auch außerhalb der Grenzen der Abzählungsmethoden ein um so wichtigeres Hilfsmittel für die Untersuchung der funktionellen psychischen Zusammenhänge bieten, als sich diese einer strengen analytischen Behandlung im allgemeinen unzugänglich erweisen. Der Wert der Abzählungsmethoden selbst ist jedoch ein relativ begrenzter. Im wesentlichen beschränkt auf das Gebiet der Intensitätsmessung der Empfindung versagen sie bei allen den psychologischen Problemen, bei denen die beiden hauptsächlichsten Abstufungsmethoden, die der Minimaländerungen und der Gleicheinstellungen, ihre wichtigsten Dienste leisten. Gebunden an die Sammlung einer großen Zahl von Beobachtungen unter hinreichend konstanten Bedingungen, versagen sie ferner überall da, wo es sich, wie bei der ungeheuren Mehrzahl der komplexeren psychischen Phänomene, um wechselnde Vorgänge unter wechselnden Bedingungen handelt. Innerhalb jener beschränkten Sphäre bilden sie gleichwohl eine wertvolle, gerade als Prüfungsmittel für die Schwankungen der psychischen Bedingungen wichtige Ergänzung der auf direkterem Wege durch die Abstufungsmethoden gewonnenen Ergebnisse.

5. Gesetze der Empfindungsintensität.

a. Das Webersche Gesetz.

Ernst Heinrich Weber fand zuerst für verschiedene Sinnesgebiete die gesetzmäßige Beziehung, daß der Zuwachs des Reizes, der eine eben merkliche Änderung der Empfindung hervorbringen soll, zu der Reizgröße, zu der er hinzukommt, immer im selben Verhältnisse stehen muß. Hat man z. B. zu einem Gewichte 1 ein Gewicht $^1/_{10}$ zuzulegen, damit

der Druckunterschied merklich werde, so muß ein Gewicht 2 um $^2/_{10}$, ein Gewicht 3 um $^3/_{10}$ wachsen, wenn wieder eine minimale Änderung der Empfindung bemerkt werden soll. Die genauere Anwendung der psychischen Maßmethoden hat diese Beziehung nicht bloß durch die aus dem WEBERschen Verfahren hervorgegangene Methode der Minimaländerungen bestätigt, sondern auch die beiden Fehlermethoden haben im allgemeinen zu entsprechenden Ergebnissen geführt. Bei der Methode der mittleren Fehler ergibt sich so, daß der mittlere variable Fehler, der begangen wird, wenn man einen variierbaren Reiz nach der Empfindung einem andern konstant erhaltenen gleich zu machen sucht, stets den nämlichen Bruchteil des Reizes ausmacht. Es werde z. B., wenn einem Gewicht von der Größe 1 ein anderes gleich gemacht werden soll, ein durchschnittlicher variabler Fehler von $^1/_{10}$ begangen, so beträgt dieser Fehler $^2/_{10}$, wenn das Gewicht = 2 ist, $^3/_{10}$, wenn es = 3 ist, u. s. f. Bei der Methode der richtigen und falschen Fälle findet sich, daß, wenn nach Elimination der Miteinflüsse und nach geeigneter Verteilung der Gleichheitsurteile bei der Vergleichung zweier wenig verschiedener Reize das Verhältnis $\frac{r'}{n}$ der richtigen Entscheidungen zur Gesamtzahl der Fälle konstant bleiben soll, die beiden verglichenen Reize stets dasselbe Verhältnis zueinander behalten müssen. Angenommen, ein Druck 1 verglichen mit einem Druck $1 + {^1/_{10}}$ gebe ein bestimmtes Verhältnis $\frac{r'}{n}$, so muß der Druck 2 mit $2 + {^2/_{10}}$, 3 mit $3 + {^3/_{10}}$ verglichen werden, damit dasselbe Verhältnis $\frac{r'}{n}$ erhalten bleibe.

Man sieht leicht ein, daß es sich bei diesen Ergebnissen nur um verschiedene Ausdrücke für ein und dasselbe Gesetz handelt. *Ein Unterschied je zweier Empfindungen wird als gleich merklich geschätzt, wenn das Verhältnis der Reize das gleiche ist. Oder: Soll in unserer Auffassung die Merklichkeit der Empfindung um gleiche absolute Größen zunehmen, so muß der relative Reizzuwachs konstant bleiben.* Diesem letzteren Satz läßt sich endlich auch die folgende Form geben: *Die Stärke des Reizes muß in einem geometrischen Verhältnisse ansteigen, wenn der Merklichkeitsgrad der Empfindung in einem arithmetischen zunehmen soll.* Dieses Gesetz ist von FECHNER als das WEBERsche *Gesetz* bezeichnet worden[1].

Nun können sich selbstverständlich die Resultate unserer wirklichen

[1] FECHNER, Abhandlungen der kgl. sächs. Gesellschaft der Wissensch. zu Leipzig. Math.-phys. Kl., Bd. 4, 1859, S. 455.

Empfindungsschätzung einer solchen exakten Gesetzmäßigkeit immer nur mehr oder weniger annähern, da unser Urteil von einer Beobachtung zur andern infolge mannigfaltiger unbestimmbarer Einflüsse schwanken kann. Nimmt man jedoch darauf Bedacht, mittels der oben erörterten Methoden die Fehlerquellen möglichst zu eliminieren, so findet sich das WEBERsche Gesetz in allen den Sinnesgebieten, bei denen überhaupt eine hinreichend sichere Abstufung der Reize möglich ist, innerhalb gewisser Grenzen der Reizstärke mit einer so großen Annäherung bestätigt, daß man es wohl als den tatsächlichen Ausdruck einer hier obwaltenden durchgängigen Gesetzmäßigkeit betrachten, und die stattfindenden Abweichungen auf die Beimengung weiterer, wahrscheinlich meist physiologischer Bedingungen beziehen darf, die zugleich einen je nach dem Sinnesgebiet ziemlich variablen Charakter besitzen. Diese abändernden Bedingungen lassen sich im wesentlichen auf vier zurückführen: 1) auf die Verhältnisse der zeitlichen und räumlichen Einwirkung der Reize, 2) auf die Eigentümlichkeiten der physiologischen Struktur und Funktion der Sinnesorgane, 3) auf Abweichungen, die jenseits gewisser unterer und oberer Grenzwerte der Reize, wie man vermuten darf wiederum infolge physiologischer Eigenschaften der Sinneselemente, eintreten, und endlich 4) auf Unterschiede, die durch die Methode der Untersuchung herbeigeführt werden, indem die Erfahrung zeigt, daß unter den vier psychischen Maßmethoden die Minimalmethoden (Minimaländerungen, mittlere Fehler, *r*- und *f*-Fälle) das WEBERsche Gesetz schärfer und ausnahmsloser zum Ausdruck bringen als die Intervallmethode (die Methode der mittleren Abstufungen), bei der größere Empfindungswerte gegeneinander abgeschätzt werden. (Vgl. oben S. 593.)

Unter diesen vier Punkten gehört der erste, die zeitliche und räumliche Einwirkung, im Grunde noch zu den methodischen Vorbedingungen der Untersuchung. Denn es ist an und für sich klar, daß eine Empfindung eine hinreichende Zeit auf das Bewußtsein einwirken muß, wenn eine deutliche Auffassung und Vergleichung derselben mit einer andern Empfindung möglich sein soll. Es ist aber anderseits auch begreiflich, daß, wenn die Zeit der Einwirkung eine gewisse Grenze überschreitet, Veränderungen der Reizbarkeit und der Aufmerksamkeit eintreten können, welche die Schätzung unsicher machen. Darum darf als Regel gelten, daß zur Prüfung der stattfindenden Gesetzmäßigkeiten überhaupt ein bestimmtes, durch die Versuche jedesmal erst zu ermittelndes und im allgemeinen für die verschiedenen Sinnesgebiete abweichendes Optimum der Reizdauer gewählt wird, welches dann für eine und dieselbe Gattung von Versuchen genau festgehalten werden muß. Das nämliche gilt bei denjenigen Sinnesgebieten, bei denen der Reiz eine bestimmte räumliche

Größe besitzt, also bei Tast-, Gesichts- und Geschmackssinn, mutatis mutandis auch für diese räumliche Ausdehnung des Reizes.

Sehr groß sind zweitens die Unterschiede, welche die einzelnen Sinne bieten. Insoweit diese Unterschiede in abweichenden Werten der Reizschwelle und der Unterschiedsschwelle ihren Ausdruck finden, werden sie uns unten (Nr. 3) näher beschäftigen. In bezug auf die allgemeine Geltung des WEBERschen Gesetzes ist aber hervorzuheben, daß sich in dieser Beziehung die einzelnen Sinne in eine Reihe ordnen lassen. Diese beginnt mit dem Gehörssinn, der bei geeigneter Wahl der Schalleindrücke das Gesetz im weitesten Umfange bewährt. Dann folgt der Gesichts- und Tastsinn, für die es innerhalb eines etwas beschränkteren Reizgebietes hinreichend genau zutrifft, aber von da aus nach oben und unten größere Abweichungen erfährt. Endlich einer dritten Stufe gehören die Temperatur-, die Geruchs- und Geschmacksempfindungen an, die sich überhaupt der Nachweisung einer sicheren Gesetzmäßigkeit entziehen. Da im letzteren Fall ohne Frage die Unmöglichkeit einer genauen physiologischen Einwirkung und Begrenzung der Reize wesentlich in Betracht kommt, und da auch auf der zweiten Stufe diese physiologischen Bedingungen schwerer konstant zu erhalten sind, so darf man aller Wahrscheinlichkeit nach dieses verschiedene Verhalten auf die besonderen physiologischen Nebenbedingungen der Reizung zurückführen, die den Einfluß des WEBERschen Gesetzes durchkreuzen.

Mit diesem abweichenden Verhalten der Sinnesgebiete hängt das dritte der oben erwähnten Momente, die Abweichung unterhalb einer gewissen unteren und oberhalb einer oberen Reizgrenze, offenbar nahe zusammen. Denn diese »unteren und oberen Abweichungen« sind wieder in den einzelnen Sinnesgebieten von sehr verschiedener Größe, und zwar sind sie da, wo das Gesetz überhaupt weniger exakt zutrifft, also bei den Tast-, Bewegungs- und Lichtempfindungen, größer als bei den Schallempfindungen. Übrigens sind die Abweichungen stets von gleicher Art: sie bestehen nämlich darin, daß mit der Annäherung sowohl an die Reizschwelle wie an die Reizhöhe die Unterschiedsschwelle größer, also die Unterschiedsempfindlichkeit kleiner wird, als sie nach dem WEBERschen Gesetze sein sollte.

Durchaus anderer Art ist schließlich die vierte Klasse von Abweichungen, die darin besteht, daß die Methoden, die sich minimaler Reizunterschiede bedienen, wesentlich andere Resultate ergeben als die mit größeren Unterschieden operierende der mittleren Abstufungen. Bestünde die Abweichung in diesem Falle bloß darin, daß sich die Ergebnisse der letzteren mehr von dem WEBERschen Gesetz entfernten als die der übrigen, so würde es nahe liegen, dies auf Fehlerquellen zurückzuführen,

die der Intervallmethode anhaften. Dies trifft aber nicht oder in der Regel nur dann zu, wenn sich die Intervalle den Unterschiedsschwellen der Minimalmethoden nähern. Andernfalls dagegen ordnen sich die hier gewonnenen Resultate einer eigenen, und zwar einer noch einfacheren und im allgemeinen hinreichend stark abweichenden Gesetzmäßigkeit unter, um den Gedanken an bloß zufällige Differenzen auszuschließen. Die Abstufungen der Empfindungen erfolgen nämlich derart, daß die Reizstärken, die in unserer Schätzung der Empfindungen gleichen Empfindungsunterschieden entsprechen, eine Reihe mit gleichen arithmetischen Unterschieden der Reizwerte bilden. Indem somit diese Abweichungen einer eigenen einfachen Gesetzmäßigkeit, die wir nach ihrem Entdecker als das MERKELsche Gesetz bezeichnen wollen, folgen, fordert aber dieses, im Hinblick auf seine theoretische Bedeutung für die Frage der Intensitätsschätzung überhaupt, eine besondere Betrachtung. (Siehe unten c.)

b. Mathematische Formulierung des WEBERschen Gesetzes.

Indem GUSTAV THEODOR FECHNER das von WEBER gefundene Gesetz als ein allgemeingültiges darzutun bemüht war, suchte er demselben zugleich einen exakten mathematischen Ausdruck zu geben. Die so aus der oben gegebenen einfachsten Form des WEBERschen Gesetzes gewonnene mathematische Formulierung desselben nannte er das psychophysische Grundgesetz. Da diese Ableitung FECHNERs der erste, auf experimenteller Grundlage unternommene Versuch einer exakten Gesetzesformulierung auf psychologischem Gebiete überhaupt war, so mag die Ableitung dieses FECHNERschen Gesetzes hier eine Stelle finden, obgleich, wie kaum bemerkt zu werden braucht, die Übertragung des WEBERschen Gesetzes in eine mathematische Form eine praktische Bedeutung, etwa die einer eventuell auszuführenden Berechnung der zu einem gegebenen Reize gehörenden Empfindungsstärken, nicht besitzt, und schon um deswillen nicht besitzen kann, weil wir, wie wiederholt bemerkt wurde, die Empfindungen selbst direkt, d. h. unabhängig von den Vorgängen der Vergleichung und Beurteilung, überhaupt nicht zu messen imstande sind. Wir wollen aber zum Zweck dieser Ableitung zunächst nicht den von FECHNER gewählten, sondern einen etwas einfacheren Weg einschlagen, und überdies, um von vornherein kein Mißverständnis über die in Beziehung gesetzten Größen aufkommen zu lassen, nicht von Empfindungsstärken, wie FECHNER, sondern, wie schon oben, von Merklichkeitsgraden der Empfindung reden, da eben nur diese unserer direkten Messung zugänglich sind.

Nun sagt das WEBERsche Gesetz aus, daß gleichen relativen Unter-

schieden der Reizstärke gleiche Merklichkeitsgrade der Empfindung entsprechen. Bezeichnen wir demnach den Zuwachs, der zu einer Sinneserregung R hinzukommen muß, um eine gleich merkliche Änderung der Empfindung zu bewirken, mit ΔR, und den entsprechenden Merklichkeitsgrad der Empfindung mit k, so ist

$$k = C \frac{\Delta R}{R},$$

worin C eine konstante Größe bedeutet. Denken wir uns hiernach, um diese Beziehung geometrisch zu veranschaulichen, die Merklichkeitsgrade von der Größe k auf eine Abszissenlinie aufgetragen, und auf dieser senkrechte Ordinaten errichtet, deren Größen den zugehörigen Erregungsstärken proportional sind, so wird eine der Erregung R entsprechende Empfindung E ihrem gesamten Merklichkeitswerte nach als bestehend aus einer Anzahl n jener Merklichkeitsgrade von der Größe $k = \frac{E}{n}$ betrachtet werden können (Fig. 148). Bezeichnen wir die der Reizschwelle oder dem Werte $E = 0$ entsprechende Reizordinate mit a, die darauffolgenden sukzessiv den Abszissenwerten k, $2k$, $3k$ . . . entsprechenden mit b, c, d . . ., so sagt nun das WEBERsche Gesetz, daß gleichen Zuwüchsen k immer dasselbe Verhältnis der Ordinaten, zwischen denen jeder Teil k eingeschlossen ist, entspreche. Es ist demnach $\frac{b}{a} = \frac{c}{b} = \frac{d}{c}$ . . . ein konstantes Verhältnis, und die aufeinander folgenden Ordinaten bilden folgende Reihe:

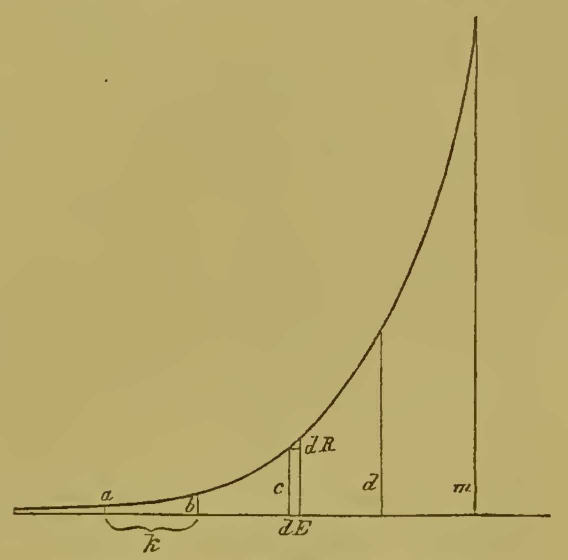


Fig. 148. Logarithmische Linie.

$$a, b, \frac{b^2}{a}, \frac{b^3}{a^2} \ldots \frac{b^n}{a^{n-1}},$$

worin a die Ordinate für den Abszissenwert 0 und $\frac{b^n}{a^{n-1}}$ dieselbe für den Abszissenwert $nk = E$ ist, zu welcher R als Ordinate gehört. Führt man in den Wert $\frac{b^n}{a^{n-1}}$ der Ordinate R für n den Wert $\frac{E}{k}$ ein, so ergibt sich als allgemeine Beziehung zwischen den Abszissen und Ordinaten der Kurve die Gleichung

$$R = a \cdot \left(\frac{b}{a}\right)^{\frac{E}{k}}$$

oder, wenn man die Reizschwelle $a = 1$ setzt,

$$R^k = b^E,$$

und hieraus:

$$E = k\,\frac{log\ nat\ R}{log\ nat\ b}.$$

Da die Größe b, ebenso wie a, konstant ist, so läßt sich $\frac{k}{log\ nat\ b} = C$ setzen, wo C eine Konstante bedeutet, und demnach dem Gesetze schließlich die Form geben:

$$E = C\ log\ nat\ R,$$

oder in Worten: die Merklichkeit einer Empfindung wächst proportional dem Logarithmus des äußeren Reizes. Hierbei ist zu beachten, daß der Einfachheit wegen als Einheit des Reizes die Größe der Reizschwelle angenommen wurde; für $R = 1$ wird daher $E = 0$, d. h. die Empfindung erreicht ihren Grenzwert zwischen dem Über- und Untermerklichen. Wird R kleiner als 1, so wird E negativ, da die Logarithmen von Bruchzahlen negative Werte sind, und durch die Größe dieser negativen Werte wird nun die Entfernung der Empfindung von jener der Reizschwelle entsprechenden Grenze oder der Grad ihrer Untermerklichkeit gemessen, ähnlich wie durch die positiven Werte der Grad ihrer Übermerklichkeit. Da die in der Gleichung in Beziehung gebrachten Größen E und R verschiedenartigen Gebieten angehören, E dem der unmittelbaren psychologischen Erfahrung, R der durch äußere objektive Methoden vermittelten physikalischen Messung, so fordert dies allerdings das Bedenken heraus, ob zwischen solchen nicht homogenen Größen überhaupt eine funktionelle Beziehung zulässig sei. Dem gegenüber kann jedoch geltend gemacht werden, daß die Gleichung vorläufig jedenfalls die Bedeutung einer empirischen Formel beanspruchen kann, welche die Beziehungen zwischen jenen verschiedenartigen Größenwerten auf Grund der für sie im Vorangegangenen gegebenen Definitionen feststellt. Inwiefern aber in dieser empirischen Formel zugleich ein Ausdruck für eine kausale Beziehung gesehen werden darf, oder wie etwa die in ihr verbundenen Begriffe umgeformt werden müssen, um eine solche zu gewinnen, diese Frage wird erst bei der Erörterung der Bedeutung des WEBERschen Gesetzes zu entscheiden sein.

Im Anschluß an die für das WEBERsche Gesetz aufgestellte Beziehung $k = C\,\frac{\Delta R}{R}$ läßt sich die zuletzt gegebene Formel noch auf anderem Wege ableiten. Setzen wir nämlich voraus, jene Beziehung sei auch für unendlich

kleine Merklichkeitsgrade der Empfindung und für unendlich kleine Reizunterschiede gültig, so verwandelt sich k in die Differentialgröße dE und ebenso ΔR in dR, und man gewinnt so die Differentialgleichung

$$dE = C\frac{dR}{R},$$

welche von FECHNER als die psychophysische Fundamentalformel bezeichnet wurde. Diese ergibt durch eine einfache Integration die Gleichung:

$$E = C \, log \, nat \, R + A,$$

worin die Integrationskonstante A sich dadurch bestimmt, daß für den Schwellenwert a des Reizes $E = 0$ wird, woraus folgt

$$0 = C \, log \, nat \, a + A,$$

$$A = - C \, log \, nat \, a,$$

also, wenn man diesen Wert in die erste Gleichung einsetzt,

$$E = C \, (log \, nat \, R - log \, nat \, a),$$

oder, wenn man wie oben $a = 1$ annimmt,

$$E = C \, log \, nat \, R.$$

Diese Gleichung ist von FECHNER die psychophysische Maßformel genannt worden.

Die logarithmische Linie (Fig. 148) stellt nun die Beziehung zwischen E und R so dar, daß durch die Kurve das Wachstum des Reizes versinnlicht wird, welches gleichen Zuwüchsen von E entspricht. Wählt man den umgekehrten Weg, indem man das gleichen Zuwüchsen von R entsprechende Wachstum von E durch eine Kurve versinnlicht, so erhält man die in Fig. 149 dargestellte Linie, die sich bei einem Punkte a, der Reizschwelle, über die Abszissenlinie erhebt und bei einem Punkte m, der Reizhöhe, das Maximum erreicht. Links von a senkt sich die Kurve unter die Abszissenlinie, um sich der Ordinatenachse yy' asymptotisch zu nähern. Die Beziehung zwischen dem Reiz und der Merklichkeit der Empfindung stellt sich daher nach dieser Kurve so dar, daß beim Reizwerte null die Empfindung unendlich tief unter der Reizschwelle liegt, worauf mit wachsender Größe des Reizes die Merklichkeitsgrade allmählich endliche, aber immer noch negative, d. h. unmerkliche Werte annehmen, um erst bei der Reizschwelle a null zu werden: sie treten jetzt über die Schwelle, gehen mit weiter wachsendem Reize in positive, d. h. merkliche Größen über, bis endlich ein Grenzwert m des Reizes erreicht wird, wo weitere endliche Zunahmen desselben keine merkliche Steigerung der Empfindung mehr bewirken. So führt diese graphische Versinnlichung von selbst darauf, daß die unter der Reizschwelle liegenden Merklichkeitsgrade als negative Größen darzustellen sind, die um so mehr wachsen, je weiter sie sich von der Schwelle entfernen, bis dem Reize null ein unendlich großer negativer Merklichkeitsgrad entspricht, also eine Empfindung, die unmerklicher ist als jede andere. Daß auf der andern Seite der Merklichkeitsgrad nicht auch unendlich große positive Werte erreicht, liegt nach dieser Voraussetzung nicht in dem Gesetz seines Wachstums, sondern in den nämlichen physiologischen Bedingungen der Reizempfänglichkeit begründet, welche die oberen

Abweichungen herbeiführen. Wäre man imstande die Nervenerregung ins unbegrenzte zu steigern, so würde auch die Merklichkeit der Empfindung ins unendliche zunehmen. Immerhin liegt die Tatsache der Reizhöhe insofern auch schon in dem allgemeinen Gesetz angedeutet, als von einer gewissen Grenze m an jeder endlichen Steigerung des Reizes nur noch eine unendlich kleine Zunahme der Empfindung und demnach auch ihrer Merklichkeit korrespondieren kann.

Außer den oben erwähnten drei Fundamentalwerten des Reizes, dem Null-, Schwellen- und Höhenwert, läßt sich noch ein vierter aufstellen, welcher in der Form des Weberschen Gesetzes seinen Grund hat und möglicherweise für gewisse Eigentümlichkeiten der Empfindungsschätzung von Bedeutung ist. Betrachten wir nämlich die in der Fundamentalformel gegebene allgemeinste Form unseres Gesetzes, so drückt dieselbe augenscheinlich nicht bloß aus, daß für den ganzen Empfindungsumfang jede unendlich kleine Änderung der Merklichkeit proportional ist dem Verhältnisse $\frac{dR}{R}$, sondern auch daß, so lange sich die Reizgröße R nicht merklich ändert, die unendlich kleine Änderung dE der unendlich kleinen Reizänderung dR proportional bleibt. Mit andern Worten: so lange der Reiz wenig sich ändert, kann die Funktionsbeziehung als eine lineare betrachtet werden, was sich in der graphischen Versinnlichung darin zu erkennen gibt, daß jedes kleinste Stück der Kurven Fig. 148 oder Fig. 149 als Teil einer geraden Linie angesehen werden kann. Nun erkennt man aber zugleich, daß die Richtungsänderung im Verhältnis zur Steilheit des Ansteigens an verschiedenen Punkten eine sehr verschiedene Geschwindigkeit hat. Diejenige Stelle, welche die geringste relative Geschwindigkeit der Richtungsänderung zeigt, liegt offenbar in beiden Kurven etwas nach rechts von a: hier kann das verhältnismäßig größte Stück der Kurve als eine gerade Linie betrachtet werden, die, wenn man sie verlängert denkt, in nicht zu weiter Entfernung die Abszissenachse schneidet. In diesem Teil der Kurve kann also dR verhältnismäßig die größten Werte erreichen, ohne daß dE aufhört proportional zu wachsen. Die diesem ausgezeichneten Punkt entsprechende Reizgröße nannte Fechner[1] den Kardinalwert des Reizes. Da bei a die Merklichkeit der Empfindung rascher, bei m aber langsamer wächst als der Reiz, so muß der dem Kardinalwert entsprechende Punkt der Kurve zwischen diesen beiden Verlaufsstücken liegen. Man findet diesen Kardinalwert, indem man durch Rechnung denjenigen Punkt der logarithmischen Kurve bestimmt, für den das Verhältnis $\frac{E}{R}$ ein Maximum

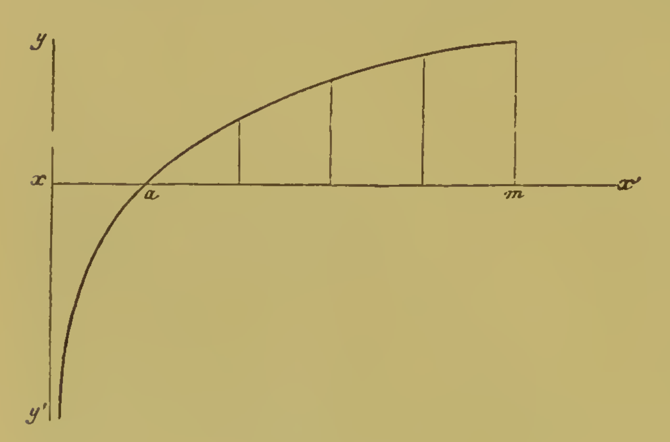


Fig. 149. Logarithmische Linie, Umkehrung von Fig. 148.

[1] Elemente der Psychophysik, Bd. 2, S. 49.

ist[1]. Möglicherweise hat derselbe insofern eine gewisse praktische Bedeutung, als die Abstufung der Reize innerhalb derjenigen Grenzen, in denen die Merklichkeitsgrade den Reizstufen annähernd proportional gehen, am genauesten aufgefaßt werden kann.

Mehrfach ist das oben aufgestellte logarithmische Gesetz bestritten worden. Zum Teil mag daran die, wie wir unten sehen werden, allerdings wohl unhaltbare Deutung schuld sein, die FECHNER demselben gegeben hat. Sieht man es aber zunächst nur als eine mathematische Formulierung des WEBERschen Gesetzes an, in welcher die Begriffe der Schwelle und der Unterschiedsschwelle mit der Beziehung der letzteren zu den Reizabstufungen in einer einfachen Gleichung ausgedrückt werden, so sind die vorgebrachten Einwände schwerlich berechtigt, und die FECHNERsche Formel hat dann jedenfalls vor andern vorgeschlagenen Modifikationen derselben den Vorzug der Einfachheit. Unrichtig wird die Formel nur dann, wenn man jenen Begriffen der Schwelle und der Unterschiedsschwelle von vornherein eine psychologisch unhaltbare Deutung gibt. Manche der vorgebrachten Einwände beruhen überdies auf einer mißverständlichen Auffassung des Wertes mathematischer Symbole. Dahin gehören vor allem die gegen die sogenannten »negativen Empfindungen« geäußerten Bedenken. Ihre Einführung soll angeblich dem berechtigten Gebrauch positiver und negativer Zahlen widerstreiten. Denn dieser sei nur da vorhanden, wo zwei gleiche aber entgegengesetzte Größen, $+a$ und $-a$, zusammen null geben. Eine übermerkliche Empfindung werde aber durch die Hinzunahme einer gleich weit von der Reizschwelle entfernten untermerklichen nicht aufgehoben, sondern im Gegenteil verstärkt[2]. Hierauf ist zu erwidern, daß vom gleichen Gesichtspunkte aus auch die Anwendung des Positiven und Negativen in der Geometrie bestritten werden müßte: eine positive Strecke wird durch die einfache Hinzufügung einer gleich großen negativen ebenfalls vergrößert. Nun hat aber die geometrische Anwendung nur darin ihre Grundlage, daß man sich die positive und negative Strecke durch Bewegungen von entgegengesetzter Richtung entstanden denkt; nur in dem Sinne dieser Anschauung kann daher auch hier der Satz gelten, daß $+a$ und $-a$ zusammen gleich null sind: d. h. nicht die Strecken als solche heben sich auf, sondern die Bewegungen, durch die man sie entstanden denkt. Ähnlich müssen wir selbstverständlich die algebraische Summierung im Gebiet der Empfindungen im selben Sinne zur Anwendung bringen, in welchem die Bezeichnungen $+$ und $-$ gebraucht worden sind. In diesem Sinne hat man aber hier den entgegengesetzten Größen $+a$ und $-a$ zunächst die ganz allgemeine Interpretation zu geben, daß sie psychische Zustände bedeuten, welche die Einwirkung der Reize begleiten: sie werden als positive Größen bezeichnet, wenn sie als merkliche Empfindungen auftreten, als negative, wenn sie unbemerkt bleiben. Diese Gegensätze des Bemerktwerdens und des Unbemerktbleibens können im Gebiete der Empfindungen an und für sich mit dem gleichen

[1] Nach bekannten Regeln der Differentialrechnung ist diese Bedingung dann erfüllt, wenn das entsprechende Differentialverhältnis $d\frac{E}{R}$ oder $d\frac{\log R}{R} = 0$ ist.

[2] DELBOEUF, Étude psychoph., p. 17. LANGER, Die Grundlagen der Psychophysik, S. 49. G. E. MÜLLER, Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 368. EBBINGHAUS, Zeitschrift für Psychologie, Bd. 1, 1890, S. 320. Vgl. hierzu FECHNER, In Sachen der Psychophysik, S. 88. Revision, S. 206.

Rechte einander gegenübergestellt werden, wie etwa die von Vermögen und Schulden im Gebiet der Geld- oder die der entgegengesetzten Richtungen in dem der Raumwerte. Auch würde es nicht zulässig sein, die so definierten negativen Empfindungen etwa sämtlich gleich null zu setzen, weil dem stetigen Anwachsen des Reizes vor der Erreichung der Reizschwelle notwendig ein analoges stetiges Anwachsen irgend eines der Empfindung vorausgehenden psychischen Momentes entsprechen muß, wobei wir freilich das letztere, da wir über solche außerhalb des Bewußtseins liegende Bedingungen nichts wissen, nur mit dem unbestimmten Ausdruck einer »psychischen Disposition« bezeichnen können[1]. Dabei zeigt nun aber gerade die Erscheinung der Schwelle, daß eine solche Disposition mit dem Wachsen des Reizes eine stetige Änderung erfahren muß, vermöge deren sie eben bei dem Punkt der Schwelle in eine apperzipierte Empfindung übergeht. Hieraus ergibt sich ohne weiteres die Berechtigung, die unterhalb des Nullpunktes der Schwelle vorauszusetzenden Annäherungen der durch den Reiz gesetzten psychischen Dispositionen ebenso als stetig sich vermindernde negative Werte der Merklichkeit zu denken, wie die über der Schwelle mit wachsendem Reize eintretenden Veränderungen als stetig zunehmende positive Werte der Merklichkeit betrachtet werden. In diesem wie in vielen andern Fällen sind eben die positiven und negativen Größen keine realen Substanzen, sondern begriffliche Gegensätze, deren Bedeutung von der ihnen gegebenen Definition abhängt. Ebensowenig hat man sich vor metaphysischen Gespenstern zu fürchten, wenn die dem Reize Null entsprechende Empfindung als negativ unendlich bezeichnet wird. Die Psychologie kennt wie die Physik keine absolute Unendlichkeit, sondern unendlich ist in einem gegebenen Fall stets diejenige Größe, gegen welche jede andere in Betracht gezogene verschwindet. In diesem Sinne ist in dem gegenwärtigen Zusammenhang negativ unendlich eine Empfindung, die von der Grenze der Merklichkeit weiter als jede andere entfernt ist. Offenbar haben hier die Schwierigkeiten, die man in der Anwendung dieser mathematischen Begriffe fand, zum Teil darin ihren Grund, daß man sie auf die Empfindungen als solche anwandte, statt auf deren Merklichkeitsgrade, wo sich nun als Nullpunkt der Merklichkeitsstufen von selbst die Grenzen zwischen dem Über- und Untermerklichen, und damit auch das dies- und jenseits dieses Grenzpunktes Gelegene als eine Reihe wohl definierbarer, positiver und negativer Werte ergibt. Bekanntlich sind übrigens in älterer Zeit auch in der Mathematik die Begriffe des Negativen und des Unendlichen infolge ähnlicher Mißverständnisse angefochten worden[2].

Mehrfach hat man aber auch, teils um eine bessere Übereinstimmung mit den Beobachtungen zu erzielen, teils um die angeblichen »negativen Empfindungen« zu vermeiden, die FECHNERsche Fundamentalformel zu ergänzen gesucht oder statt derselben andere Formeln vorgeschlagen. So suchte HELMHOLTZ[3] speziell beim Gesichtssinn den unteren und den oberen Abweichungen Rechnung zu tragen. Von der Erwägung ausgehend, daß sich bei schwachen Erregungen subjektive Reize geltend machen, und daß anderseits die Existenz

---

[1] Über die Bedeutung dieses Begriffs der Disposition für die Erinnerungsvorgänge vgl. Abschn. V.

[2] Vgl. hierzu ALFR. KÖHLER, Philos. Stud., Bd. 3, 1886, S. 588 ff.

[3] Physiologische Optik, S. 312 ff. 2. Aufl., S. 387 ff.

der Reizhöhe ein Steigen der Empfindung über einen gewissen Maximalwert verhindert, ergänzte er die Fundamentalformel in folgender Weise. Bezeichnet man jene als konstant angenommene subjektive Erregung, durch die sich das Sinnesorgan stets über der Reizschwelle befindet, mit R_0, so erhält man statt der Fundamentalformel die Gleichung

$$dE = C \cdot \frac{dR}{R + R_0}.$$

Nimmt man ferner an, daß C keine Konstante sei, sondern eine Funktion von R, welche die Form besitze $C = \frac{a}{b + R}$, worin b eine sehr große Zahl bezeichnet, so wird C für mäßige Werte von R annähernd unveränderlich sein, bei sehr großen Werten von R aber rasch abnehmen. Man erhält demgemäß

$$dE = \frac{a\,dR}{(b + R)\,(R_0 + R)},$$

und hieraus

$$E = \frac{a}{b - R_0} \cdot log \left[\frac{R_0 + R}{b + R}\right] + H.$$

Nach dieser Formel würde die relative Unterschiedsempfindlichkeit bei sehr geringen und bei sehr großen Werten von R abnehmen, und bei den letzteren würde man sich der Grenze $E = H$ nähern. H würde also das Maximum der Empfindung bezeichnen. Selbst beim Gesichtssinn, für welchen Helmholtz diese Formel zunächst entwickelt hat, wird jedoch durch dieselbe keine zureichende Übereinstimmung mit der Beobachtung erzielt, da offenbar die unteren Abweichungen weit mehr von andern Bedingungen als von dem sogenannten Eigenlicht der Netzhaut abhängen.

Delboeuf suchte dem Weberschen Gesetz insofern eine abweichende mathematische Form zu geben, als er neben dem äußern Reizvorgang auch die physiologische Sinneserregung berücksichtigte[1]. Indem er hierbei die Existenz kontrastierender Empfindungen, wie Warm und Kalt, Hell und Dunkel, hypothetisch auf das Verhältnis des äußeren Reizvorganges R_e zu dem ebenfalls als oszillatorisch gedachten inneren Erregungsvorgange R_i zurückführte, nahm er an, dieses Verhältnis $\frac{R_e}{R_i}$ sei bei der ersten Einwirkung des Reizes > 1, bei hergestelltem Gleichgewicht werde es $= 1$, und bei eintretender Ermüdung < 1. Dem ersten dieser Fälle entspreche eine positive Empfindung (z. B. Weiß), dem dritten eine negative (Schwarz), dem zweiten die Empfindung Null. Demnach stellt Delboeuf die Formel auf

$$E = C \frac{log\ R_e}{log\ R_i}.$$

Gegen diese Betrachtungsweise ist aber einzuwenden, daß die gesetzmäßige Beziehung zwischen Sinneserregung und Empfindung zunächst für den Fall zu bestimmen ist, wo alle Bedingungen mit Ausnahme der Erregungsstärke möglichst

[1] Delboeuf, Théorie générale de la sensibilité, p. 25.

konstant bleiben, und daß es sich dann erst darum wird handeln können, die besonderen Gesetze der Ermüdung in Rücksicht zu ziehen, die freilich vor allem auf Beobachtungen, nicht auf bloße theoretische Erwägungen gegründet werden müßten. LANGER[1] und G. E. MÜLLER[2] schlugen endlich vor, die Fundamentalformel in der Weise umzugestalten, daß sie für alle merklichen Empfindungen dem WEBERschen Gesetz entspreche, daß aber die negativen Empfindungen verschwänden, also, wenn wir wieder die Reizschwelle zur Einheit nehmen, für $R = 1$ und $R < 1$ $E = 0$ werde. Dieser Bedingung kann natürlich genügt werden, aber die Formel, die man erhält, ist so kompliziert, daß sie selbst dann, wenn der Widerspruch gegen das negative Vorzeichen berechtigt wäre, schwerlich jemals zur Anwendung kommen würde. Überhaupt verkennt man hierbei, daß das Interesse an einer mathematischen Gesetzmäßigkeit in diesem Fall ein rein theoretisches ist, während die Aufstellung irgend einer empirischen Formel nur dann einen Sinn hätte, wenn die Berechnung von Empfindungswerten aus Reizgrößen jemals eine praktische Aufgabe werden könnte[3].

c. Das MERKELsche Gesetz.

Unter den oben (S. 616) erwähnten Abweichungen von dem WEBERschen Gesetze ist eine Klasse besonders bemerkenswert, weil sie eine Beziehung zu irgend welchen physiologischen oder sonstigen äußeren Bedingungen von vornherein auszuschließen scheint. Das sind diejenigen Abweichungen, die in der gewählten Methode ihre Quelle haben, und darunter wieder vor allem diejenigen, die zwischen den Resultaten der Minimalmethoden von denen der Intervallmethode hervortreten (S. 617). Zwar finden sich bei der Vergleichung der verschiedenen Minimalmethoden untereinander ebenfalls Unterschiede, deren Bedeutung zum Teil noch der näheren Aufklärung bedarf. Namentlich gilt dies insofern, als die Bestimmung der Unterschiedsschwelle mittelst der richtigen und falschen Fälle wesentlich andere Werte ergibt, als sie bei der direkten Methode der Minimaländerungen gefunden werden. Dennoch stimmen alle diese Methoden in dem Hauptresultat überein, daß sie annähernd innerhalb der gleichen Grenzen die Gültigkeit des WEBERschen Gesetzes bei den zu dieser Nachweisung geeigneten Sinnesgebieten bestätigen. Dem gegenüber bietet nun aber die »Intervallmethode« die Eigentümlichkeit dar, daß sich bei ihr unter bestimmten Bedingungen gerade innerhalb der Grenzen der Reizstärke, wo jene andern Methoden das WEBERsche Gesetz deutlich

[1] Die Grundlagen der Psychophysik, S. 60 ff.

[2] Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 373.

[3] Zur Kritik der verschiedenen Formulierungsversuche vgl. A. KÖHLER, Philos. Stud., Bd. 3, 1886, S. 580 ff. Über einige weitere Vorschläge zur Umgestaltung der Fundamentalformel, die mit eigentümlichen Deutungen des WEBERschen Gesetzes zusammenhängen, vgl. unten (Nr. 4). Über eine von J. J. MÜLLER (Ber. der sächs. Ges. der Wiss., Math.-phys. Kl., 1870, S. 328) versuchte Ableitung aus gewissen teleologischen Prämissen vgl. die 4. Aufl. dieses Werkes, Bd. 1, 1893, S. 409 f.

hervortreten lassen, eine wesentlich andere, und zwar einfachere Gesetzmäßigkeit ergibt. Wählt man nämlich die Intervalle zwischen den drei Reizen hinreichend groß, so daß sie von den bei den Minimalmethoden benutzten Differenzen weit abweichen, so gestaltet sich das Verhältnis zwischen dem mittleren, durch die Abstufung gefundenen Reize r_m zu den festen Grenzreizen r_u und r_o derart, daß den drei Empfindungsstärken e_u, e_m und e_o, die um gleiche Intervalle voneinander entfernt erscheinen, drei ebenfalls um gleiche objektive Intervalle entfernte Reizstärken r_u, r_m und r_o entsprechen, so daß also $r_o - r_m = r_m - r_u$ ist, während das WEBERsche Gesetz das Verhältnis $r_o / r_m = r_m / r_u$ verlangen würde. Die so sich herausstellende Gesetzmäßigkeit läßt sich demnach in dem Satze ausdrücken: *gleichen absoluten Unterschieden mehrerer Reize entsprechen bei der Wahl großer Intervalle annähernd gleich merkliche Unterschiede der Empfindung*, oder, wie wir, im Gegensatze zu der nach dem WEBERschen Gesetz geometrisch ansteigenden Reizreihe, den nämlichen Satz formulieren können: *um gleich merkliche Unterschiede von drei in größeren Intensitätsintervallen stehenden Empfindungen hervorzubringen, müssen die Reize in einer arithmetischen Reihe wachsen*, oder endlich: *bei zureichend großen Intervallen wachsen die Merklichkeitsgrade mehrerer eine Reihe bildender Empfindungen annähernd proportional den Reizen.* Wir wollen dieses Gesetz nach seinem Entdecker das MERKELsche oder auch, gegenüber dem aus dem WEBERschen abgeleiteten logarithmischen Gesetz, das *Proportionalitätsgesetz* nennen[1].

Im Unterschiede von dem WEBERschen Gesetz besitzt nun das MERKELsche insofern den Charakter eines Ausnahmegesetzes, als es an eine bestimmte Methode und an gewisse bei derselben festzuhaltende Bedingungen geknüpft ist, während sich das WEBERsche überall, wo die Eigenschaften des Sinnesorgans mit hinreichender Genauigkeit messende Schätzungen zulassen und die Gebiete der oberen und unteren Abweichungen vermieden werden, als der nächste Ausdruck der für unsere Intensitätsschätzung gültigen Gesetzmäßigkeit herausstellt. Gleichwohl ist das MERKELsche von dem WEBERschen Gesetz sowohl nach seinem Inhalt wie nach den Bedingungen seines Eintritts so verschieden, daß es nicht zulässig ist, hinter ihm bloß zufällige Abweichungen von diesem allgemeiner gültigen Gesetz zu vermuten. Am augenfälligsten zeigt sich der Unterschied der Bedingungen beider bei dem Gehörssinn. Stuft man hier den mittleren Reiz r_m zur Aufsuchung der Empfindungsmitte nach

[1] JULIUS MERKEL, Philos. Stud., Bd. 5, 1889, S. 499. Bd. 10, 1894, S. 140, 203, 369, 507.

der gleichen Methode ab, deren man sich bei der Minimalmethode zur Bestimmung der Unterschiedsschwelle bedient, und wählt man die drei Schallintensitäten, welche die Methode der mittleren Abstufungen fordert, so, daß der obere und der untere während eines Versuchs konstant bleibende Reiz einander sehr nahe liegen, so erhält man nach Einstellung des Reizes r_m auf eine gleich merkliche Größe der Empfindungsintervalle das geometrische Verhältnis $r_o / r_m = r_m / r_u$, also das WEBERsche Gesetz, mit zureichender Annäherung. Wählt man aber die Reizintervalle größer, so nähert sich das Resultat immer mehr dem arithmetischen Verhältnis $r_o - r_m = r_m - r_u$, also dem MERKELschen Gesetz. Dies Ergebnis ist um so bemerkenswerter, weil die Schallempfindungen dasjenige Sinnesgebiet sind, bei welchem durch die Minimalmethoden das WEBERsche Gesetz am schärfsten innerhalb weiter Grenzen nachzuweisen ist. Da nun die übrigen Bedingungen der Beobachtung bei der Auffindung beider Gesetze, abgesehen von der Größe der Intervalle und der Vergleichung von je drei, nicht bloß von zwei Reizen, vollkommen übereinstimmen können, so wird dadurch die Koexistenz dieser so wesentlich abweichenden Gesetze zu einer psychologisch sehr interessanten Erscheinung. Denn es läßt sich infolgedessen kaum denken, daß es andere Einflüsse als solche, die selbst den Vorgängen der Vergleichung und Schätzung der Empfindungsstärken angehören, also psychologische Momente sind, aus denen diese Unterschiede entspringen.

Versuche, die in den Bereich des MERKELschen Gesetzes fallen, hat wohl zuerst EWALD HERING angestellt und auf Grund derselben das WEBERsche Gesetz sowie besonders die demselben von FECHNER gegebene mathematische Formulierung bekämpft. Entscheidend waren ihm dabei Gewichtsversuche, die freilich nicht methodisch ausgeführt waren, sondern mehr in gelegentlichen Beobachtungen bestanden. Er fand nämlich, daß bei größeren Gewichtsunterschieden die Schätzung durchaus nicht nach dem WEBERschen Gesetze, sondern annähernd proportional der Größe der Gewichte erfolge. Lege man z. B. zu einer Bleiplatte von 500 eine zweite von 500 g, so werde dies als ein sehr viel kleinerer Gewichtsunterschied aufgefaßt, als wenn man zu einer Platte von 1000 eine andere von 1000 g hinzufüge[1]. Weitere Versuche HERINGS nach der Methode der eben merklichen Unterschiede standen dann aber mit den Ergebnissen WEBERS und FECHNERS in guter Übereinstimmung. FECHNER hat daher gegen die ersterwähnten Gewichtsversuche HERINGS eingewandt, daß sich bei ihnen »der Vergleich der Unterschiede der Gewichte überhaupt nicht unabhängig vom Vergleich der absoluten Gewichte halten lasse«[2]. Damit ist aber eigentlich bereits zugegeben, daß es verschiedene Schätzungs-

[1] HERING, Über FECHNERS psychophysisches Gesetz. Sitzungsber. der Wiener Akademie, 3. Abt., Bd. 72, 1875, S. 17 ff.

[2] FECHNER, In Sachen der Psychophysik, 1877, S. 188.

weisen nicht bloß der Empfindungen, sondern auch der Empfindungsunterschiede gibt. Denn wenn die von FECHNER vermutete absolute Schätzung der Gewichte nicht auch auf die Auffassung der Gewichtsunterschiede übergriffe, so würde ja das von HERING gewonnene Ergebnis unmöglich sein. Zunächst glaubte man jedoch durch die allerseits und im allgemeinen auch von HERING bestätigte Übereinstimmung der Resultate der Minimalmethoden mit dem WEBERschen Gesetze diesen Gegenstand erledigt, bis JULIUS MERKEL zeigte, daß bei der Methode der mittleren Abstufungen, wo es sich ja eben wieder, wie bei den approximativen Beobachtungen HERINGS, um größere Gewichtsabstufungen handelt, Abweichungen von dem WEBERschen Gesetze zur Beobachtung kommen, die sich unter den oben angegebenen Bedingungen innerhalb gewisser Grenzen einem Proportionalitätsgesetze fügen. Die Versuche MERKELS haben wohl deshalb weniger Beachtung gefunden, als sie verdienen, weil man von vornherein den Einfluß der vergleichenden Beurteilung der Empfindungen glaubte außer Betracht lassen zu können, da man in den aufgefundenen Reizabstufungen ohne weiteres ein für die Abhängigkeit der Empfindungen von den Reizen geltendes Gesetz erwartete, welche Annahme natürlich sofort gestört wird, wenn sich ergibt, daß nicht den Empfindungen selbst, aber den die apperzeptive Vergleichung derselben bestimmenden Bedingungen ein entscheidender Einfluß zukommt. Außerdem glaubte man zuweilen deshalb von diesen Tatsachen abstrahieren zu dürfen, weil hier, gerade so wie bei dem WEBERschen Gesetz, und in Anbetracht der Schwierigkeit der Schätzung größerer Empfindungsstrecken natürlich noch mehr als bei den der Nachweisung des letzteren dienenden Minimalmethoden, natürlich Abweichungen der gefundenen von den berechneten Werten nicht fehlen. Dem gegenüber ist aber wohl geltend zu machen, daß, je einfacher die Gesetzmäßigkeit ist, der bestimmte Versuchszahlen sich annähern, um so wahrscheinlicher auch dieser Annäherung eine reale Bedeutung zukommt[1].

d. Die Bedeutung des WEBERschen Gesetzes.

Das WEBERsche Gesetz läßt möglicherweise drei Deutungen zu: eine physiologische, eine psychophysische und eine psychologische. Sie alle haben ihre Anhänger gefunden.

Die physiologische Deutung nimmt an, dasselbe beruhe auf den eigentümlichen Erregungsgesetzen der Nervensubstanz, indem die in der

[1] LEHMANN, Die körperlichen Äußerungen psychischer Zustände, Bd. 2, 1901, S. 79. LEHMANN führt hier aus, daß, wenn $r_m - r_u = r_o - r_m$, dann auch $r_u = 2r_m - r_o$ sein müsse, und er berechnet demnach den Gang dieser Werte, um nachzuweisen, daß MERKELS eigene Zahlen weit von seinem Gesetz abweichen. Nun ist natürlich diese Umrechnung richtig. Nur wendet sie den Kunstgriff an, daß sie die Abweichungen doppelt so groß erscheinen läßt, als sie wirklich sind. Gesetzt z. B., man habe in einer Versuchsreihe zu $r_u = 4$ und $r_o = 8$ durch mittlere Abstufung den Zwischenreiz $r_m = 5{,}9$ gefunden, so würde man das als eine in Anbetracht der angedeuteten Fehlerquellen sehr gute Annäherung an eine arithmetische Progression ansehen dürfen. Nach LEHMANNS Berechnung würde man dagegen erhalten $4 = 11{,}8 - 8 = 3{,}8$. Natürlich steigert sich diese künstliche Vergrößerung zwischen Beobachtung und Rechnung um so mehr, je größere Reizwerte in Betracht kommen, und zwischen je weiteren Grenzen sich die Versuche bewegen.

letzteren ausgelöste Erregung nicht proportional der Reizstärke, sondern langsamer anwachse, so zwar, daß die Reizstärken entweder annähernd in geometrischer Progression zunehmen, wenn die Nervenerregungen in arithmetischer, oder daß durch irgend eine andere, diesem Verhältnis nahe kommende Formel die Beziehung zwischen dem physikalischen Reiz und der peripheren oder zentralen Nervenerregung ausgedrückt werden könne. Teils hat sich diese Ansicht auf Beobachtungen gestützt, teils hat man auch bloß Wahrscheinlichkeitsgründe für dieselbe geltend gemacht. DEWAR und M'KENDRICK, F. C. MÜLLER, A. WALLER und STEINACH glaubten feststellen zu können, daß die Größe der negativen Stromesschwankung im Nerven des Frosches bei wachsender Reizstärke in einem dem WEBERschen Gesetze annähernd entsprechenden Verhältnisse zunehme. Da aber in solchen Versuchen eine exakte Messung der Reizintensitäten kaum möglich ist, und die Resultate meist nur in engen Grenzen mit der gemachten Annahme übereinstimmen, so würden diese Beobachtungen selbst dann keinen Schluß gestatten, wenn die Voraussetzung zulässig wäre, die negative Schwankung sei der Nervenerregung proportional[1]. Mit größerem Rechte als diese vieldeutigen Messungen der negativen Schwankung für eine logarithmische Funktion, würden sich daher wohl die Versuche von A. FICK über die Muskelzuckung im Sinne eines einfachen linearen Wachstums der Erregung mit der Reizstärke verwerten lassen. Denn dieser Beobachter fand, daß die Hubhöhe des Froschmuskels bei isotonischer Zuckung innerhalb ziemlich weiter Grenzen proportional der Stärke des erregenden Stromstoßes zunimmt[2]. Meist wurde denn auch vom Standpunkt der physiologischen Deutung aus nicht in die peripheren Sinnesorgane und Nerven, sondern in die zentrale Nervensubstanz der Grund jenes eigentümlichen Wachstums der Empfindungen verlegt. Hierbei weist man namentlich auf die in Kap. III (S. 124) erwähnte Tatsache hin, daß in der grauen Substanz schwächere Reize latent werden. Darin sieht man nicht bloß einen zureichenden Grund für die Existenz der Reizschwelle, sondern man schließt auch, daß sich jede Erregung in der grauen Substanz mit abnehmender Intensität fortpflanze[3]. Wären aber hier überhaupt Argumente a priori maßgebend, so könnte man mindestens mit demselben Rechte auf Grund der früher (S. 112) nachgewiesenen Vergrößerung der Reizbarkeit durch die Erregung schließen wollen, die zentralen Auslösungswiderstände machten sich vorzugsweise bei schwächeren Reizen geltend, um bei stärkeren allmählich

---

[1] Vgl. oben Kap. III, S. 91 f., 117.
[2] A. FICK, Untersuchungen über elektrische Reizung, 1869. Über den Begriff der »isotonischen Zuckung« vgl. oben S. 102, Anm.
[3] G. E. MÜLLER, Zur Grundlegung der Psychophysik, S. 233 ff.

bis zu der Grenze, wo die Erschöpfung ihren vorwiegenden Einfluß gewinnt, abzunehmen. In Wahrheit wissen wir über das Gesetz, nach dem in den Nervenzentren die Erregung mit der Reizstärke wächst, noch gar nichts, und zu Hypothesen bieten uns die bekannten Erscheinungen bei der verwickelten Natur dieser Vorgänge keine Unterlage. Als ein Wahrscheinlichkeitsgrund für die physiologische Deutung wurde endlich noch die durch alle Untersuchungen der physiologischen Psychologie bestätigte Wechselbeziehung des physischen und psychischen Geschehens geltend gemacht. Man ist der Meinung, diese Beziehung sei gestört, wenn die Abstufung unserer Empfindungen einem andern Gesetze folge als die der sie begleitenden zentralen Erregungen. Aus der Proportionalität von Empfindung und Gehirnerregung, die als a priori notwendig vorausgesetzt wird, schließt man demnach, daß jede Abweichung von dem gleichmäßigen Wachstum der Empfindung mit dem Reiz einen rein physiologischen Grund haben müsse[1]. Auch diese Folgerung ist jedoch hinfällig, denn sie beachtet nicht, daß die Schätzung der Empfindungsintensität ein komplizierter psychologischer Vorgang ist, auf den neben der zentralen Sinneserregung mutmaßlich auch physiologisch noch weitere zentrale Bedingungen von Einfluß sein werden[2]. Darüber, wie die zentralen Sinneserregungen unabhängig von unserer Auffassung und Vergleichung der Empfindungen beschaffen sein mögen, können wir selbstverständlich unmittelbar nichts aussagen; auch das WEBERsche Gesetz bezieht sich daher nur auf die apperzipierten Empfindungen, und es kann also von vornherein ebensogut in den Vorgängen der apperzeptiven Vergleichung derselben wie in der ursprünglichen Beschaffenheit der zentralen Sinneserregungen seinen Grund haben.

Die psychophysische Deutung betrachtet das WEBERsche Gesetz als ein solches der Wechselbeziehung zwischen der körperlichen und geistigen Welt. FECHNER, der diese Auffassung vertritt, stützt sich hauptsächlich auf die innere Unwahrscheinlichkeit, daß ein Verhältnis wie das der logarithmischen Funktion für die Fortpflanzung körperlicher Bewegungen gelten sollte[3]. Als wesentlich unterstützende Momente betrachtet er außerdem die Tatsache der Reizschwelle sowie die innerhalb gewisser Grenzen nachzuweisende Unabhängigkeit der relativen Unterschiedsempfindlichkeit von der absoluten Empfindlichkeit, welche Unabhängigkeit er als das »Parallelgesetz zum WEBERschen Gesetze« bezeichnet[4]. Was nun

[1] MACH, Über die physiologische Wirkung räumlich verteilter Lichtreize. Wiener Sitzungsber., 3. Abt., Bd. 68, S. 11. HERING, ebend. Bd. 72, S. 17, 21.
[2] Vgl. oben Kap. VI, S. 378 ff.
[3] Elemente, Bd. 2, S. 377. In Sachen der Psychophysik, S. 65. Revision, S. 221 ff.
[4] Elemente, Bd. 1, S. 300. Vgl. auch unten Kap. X.

zunächst die zwei zuletzt erwähnten Tatsachen betrifft, so wird man denselben eine Beweiskraft nicht zugestehen können. Die Reizschwelle kann sehr wohl in den Eigenschaften der Nervensubstanz begründet sein, ja nach den in Kap. VI mitgeteilten Erfahrungen ist sie jedenfalls zum Teil von physiologischen Bedingungen abhängig. Ebenso würde das Parallelgesetz sowohl mit einer physiologischen wie mit einer psychologischen Deutung vereinbar sein. Man würde dabei nur die jedenfalls nicht a priori unstatthafte Annahme machen müssen, daß jede Änderung der absoluten Empfindlichkeit innerhalb der Grenzen der Gültigkeit des Gesetzes mit einer proportionalen Änderung aller Reizeffekte verbunden sei. Der allgemeinen Unwahrscheinlichkeit endlich, daß auf physischem Gebiet ein Gesetz wie das WEBERsche Geltung besitze, kann man immerhin mit dem Hinweis auf seine natürlich nur approximative empirische Geltung begegnen. Alle diese Einwände könnten nur dann in wirksamer Weise zum Schweigen gebracht werden, wenn es gelänge, die psychophysische Deutung mit andern Tatsachen unserer Erfahrung in eine innere Verbindung zu bringen. Dies aber ist prinzipiell unmöglich, so lange man bei der psychophysischen Deutung stehen bleibt, denn nach ihr ist das WEBERsche Gesetz ein Fundamentalgesetz, das nur für die Beziehungen des Äußeren und Inneren gilt, und für welches daher unmöglich weder im Gebiet der innern noch in dem der äußern Erfahrung unterstützende Tatsachen gefunden werden können. Im letzten Grunde trägt daher die psychophysische Deutung unverkennbar einen mystischen Charakter an sich, womit übereinstimmt, daß sie bei FECHNER selbst aus einer mystisch-phantastischen Weltanschauung hervorgeflossen ist. Hierin liegt denn wohl der Grund, daß die Deutung FECHNERs kaum weitere Anhänger gefunden hat.

Die psychologische Deutung sucht das WEBERsche Gesetz weder aus den physiologischen Eigenschaften der Nervensubstanz noch aus einer eigentümlichen Wechselwirkung des Physischen und Psychischen, sondern zunächst aus den psychischen Vorgängen abzuleiten, die bei der Vergleichung der Empfindungen wirksam sind. Sie bezieht also dasselbe nicht auf die Empfindungen an und für sich, sondern auf die Apperzeption derselben, ohne die ihre quantitative Schätzung niemals stattfinden kann. Psychologisch läßt sich nämlich offenbar das WEBERsche Gesetz auf die allgemeinere Erfahrung zurückführen, daß wir in unserm Bewußtsein nur ein relatives Maß besitzen für die Intensität der in ihm vorhandenen Zustände, daß wir also je einen Zustand an einem andern messen, mit dem wir ihn zunächst zu vergleichen veranlaßt sind. Wir können auf diese Weise das WEBERsche Gesetz als einen Spezialfall eines allgemeineren Gesetzes der Beziehung oder der Relativität der

Bewußtseinszustände auffassen. Danach ist das WEBERsche Gesetz nicht sowohl ein Empfindungsgesetz als ein Apperzeptionsgesetz[1]. Zugleich ist ersichtlich, daß dasselbe weiterhin die Annahme wahrscheinlich macht, die Empfindung selbst wachse, ebenso wie die Sinneserregung, innerhalb der Grenzen seiner Gültigkeit annähernd proportional der Stärke der äußeren Reize. Denn das WEBERsche Gesetz bezieht sich ja selbstverständlich nicht auf die Vergleichung der äußeren Reize, sondern nur auf die Vergleichung der Empfindungen selbst, die durch Reize ausgelöst werden[2]. Die psychologische Deutung bietet übrigens den Vorzug dar, daß sie eine physiologische nicht notwendig ausschließt, während jede der vorangegangenen Hypothesen nur eine einseitige Erklärung zuläßt. Denn insofern man annehmen darf, daß die psychischen Prozesse der Apperzeption zugleich mit zentraleren Innervationsvorgängen zusammenhängen, die zu der der Empfindung entsprechenden Erregung der Sinneszentren hinzukommen müssen[3], wird das WEBERsche Gesetz als Apperzeptionsgesetz prinzipiell auf das Verhältnis dieser zentraleren Vorgänge zu den unmittelbaren zentralen Sinneserregungen zurückführbar sein. Doch ist freilich zuzugeben, daß unsere Kenntnis der zentralen Vorgänge noch zu mangelhaft ist, als daß der Versuch einer solchen Erklärung mehr als eine provisorische Hypothese sein könnte, wenn diese auch keineswegs hypothetischer ist, als irgend einer der Erklärungsversuche, die im Interesse einer rein physiologischen Deutung aufgestellt worden sind.

Auf der Grundlage der psychologischen Interpretation des WEBERschen Gesetzes erledigt sich schließlich noch ein Bedenken, das sich uns oben bei der mathematischen Formulierung dieses Gesetzes in der Form der logarithmischen Funktion entgegenstellte: das Bedenken nämlich, daß der äußere Reiz und der Merklichkeitsgrad der Empfindung an sich disparate Größen sind, zwischen denen irgend eine Relation immer nur den Wert einer empirischen Formel besitzen kann, deren eigentliche Bedeutung dahingestellt bleibt (S. 620). Nachdem sich nun aber als der Sinn des Gesetzes die Relativität der Empfindungsschätzung ergeben hat, läßt sich ohne weiteres auch jene mathematische Relation in eine solche

[1] WUNDT, Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele[1], Bd. 1, 1863, S. 133. 4. Aufl., S. 69 ff. Philos. Stud., Bd. 2, 1885, S. 1 ff.

[2] In seinen »Grundzügen der Psychologie« (Bd. 1, 1902, S. 519) bemerkt H. EBBINGHAUS, die psychologische Auffassung des WEBERschen Gesetzes beruhe »ganz und gar auf der wiederholt abgewehrten Einmischung des Gedankens an die objektiven Reize in die Behandlung der Empfindungen«. Daß man Empfindungen nur mit Empfindungen vergleichen kann, und daß sich daher auch das WEBERsche Gesetz an sich selbstverständlich nicht auf die Vergleichung der Reize, sondern nur auf die der Empfindungsstärken beziehen kann, darauf habe ich so oft und so wiederholt hingewiesen, daß ich die Beschuldigung dieser groben Verwechslung für mich selbst wohl mit gutem Gewissen ablehnen darf (vgl. z. B. Philos. Stud., Bd. 2, 1885, S. 32. Logik[2], Bd. 2, 2, S. 192 usw.).

[3] Vgl. oben Kap. VI, S. 381.

zwischen gleichartigen Größen verwandeln. Dazu sind nur die zwei Voraussetzungen erforderlich, die sich eben auf Grund jener Deutung unmittelbar als Folgerungen aus der empirischen Gültigkeit des WEBERschen Gesetzes ergeben: erstens, daß innerhalb der Grenzen seiner Gültigkeit die zentrale Sinneserregung proportional dem äußeren Reize, und ebenso die Intensität der Empfindung proportional der zentralen Sinneserregung wachse, und zweitens, daß die untere und die obere Abweichung von dem Gesetze in der nur innerhalb engerer Grenzen zu statuierenden Gültigkeit dieser Proportionalität ihren Grund habe. Demnach läßt sich die auf S. 620 als empirischer Ausdruck des WEBERschen Gesetzes aufgestellte Relation $k = C \cdot \frac{\varDelta R}{R}$ in die andere überführen:

$$k = C \cdot \frac{\varDelta E}{E},$$

worin k, wie oben, einen Merklichkeitsgrad von konstanter Größe, E aber die Intensität der Empfindung als solcher und $\varDelta E$ die dem Merklichkeitsgrad k entsprechende Änderung dieser Intensität bedeutet. Substituiert man dann in der Gleichung $nk = E$ dem E das andere Symbol M als Ausdruck einer aus vielen kleinen Werten k entstandenen Merklichkeitsgröße M, und in den weiteren Gleichungen dem Reize R, gemäß dem anzunehmenden Proportionalitätsverhältnis, die Empfindung E, so erhält man schließlich als Ausdruck einer aus lauter homogenen, d. h. psychologischen Größen zusammengesetzten Maßbeziehung die Gleichung:

$$M = C \log nat\, E,$$

d. h. die Merklichkeit einer Empfindung wächst proportinal dem Logarithmus der Empfindungsintensität. Als Schwellenwert des Reizes würde aber nach dieser psychologischen Umformung des Gesetzes selbstverständlich der zu betrachten sein, bei welchem $M = 0$ wird. Da die Empfindung voraussichtlich eine bestimmte Größe erreicht haben muß, ehe sie merklich wird, so wird damit der Schwellenbegriff in entsprechendem Sinne psychologisch umgewandelt. Da aber auch der äußere Reiz eine gewisse Größe erreichen muß, ehe Empfindung entsteht, so erhellt zugleich, daß sich der empirische Schwellenbegriff aus zwei Gliedern, einem physiologischen und einem psychologischen zusammensetzt, die sich in unseren Versuchen nicht voneinander trennen lassen. Doch werden wir später sehen, daß diese beiden Schwellenbegriffe, denen wir unter den Namen der Aufmerksamkeits- und der Bewußtseinsschwelle weiterhin begegnen werden, in dem gesamten Zusammenhang der psychischen Vorgänge eine wesentliche Rolle spielen[1].

[1] Vgl. Abschn. V.

e. Relative und absolute Empfindungsschätzung.
Das WEBERsche und das MERKELsche Gesetz.

Können wir die psychologische Deutung des WEBERschen Gesetzes kurz dahin zusammenfassen, daß es der geläufigen Tatsache der Relativität unserer psychischen Zustände einen exakten Ausdruck gibt, so ist nun aber dabei zu beachten, daß sie die Gültigkeit desselben zunächst durchaus auf die Intensitätsverhältnisse der Empfindung einschränkt. In der Tat werden wir später sehen, daß das gleiche Prinzip keineswegs auch auf die Verhältnisse von Empfindungsqualitäten zu übertragen ist, sondern daß nur unter weiter hinzutretenden Bedingungen auch hier analoge relative Beziehungen stattfinden. Das augenfälligste Beispiel hierfür bieten die Tonqualitäten, für die, wie wir unten sehen werden, auch bei der für die Nachweisung des Relativitätsgesetzes günstigsten Anwendung der Minimalmethoden nicht das WEBERsche, sondern das MERKELsche Gesetz gilt (Kap. X, 3), während wiederum für Gefühlsintensitäten (Kap. XI) und ebenso für komplexe psychische Inhalte, in deren Resultanten aller Wahrscheinlichkeit nach einfache Empfindungsabstufungen eingehen, wie die Raumbestimmungen nach Augenmaß (Kap. XIV), das WEBERsche Gesetz Platz greift. In Wahrheit zeigt sich nun aber auch bei der Betrachtung jener Erfahrungen des gewöhnlichen Lebens, in denen das Prinzip der Relativität zur Geltung kommt, daß es wiederum vorzugsweise Intensitätsverhältnisse sind, auf die es sich bezieht, mögen nun die Intensitäten direkt abgeschätzt werden, wie bei den Empfindungen und Gefühlen, oder indirekt, wie bei den Raumstrecken des Gesichtssinnes. Gerade das System der Tonhöhen, welches unter allen Empfindungsqualitäten die schärfste quantitative Vergleichung nach Höhe und Tiefe zuläßt, zeigt deutlich die wesentliche Verschiedenheit der hier obwaltenden Verhältnisse. Wie es Völker gibt, die unsere hohen Töne die tiefen und unsere tiefen Töne die hohen nennen oder ganz andere bildliche Ausdrücke für diese Unterschiede der Empfindungen anwenden, so bilden eben die Übergänge von den tiefen zu den hohen Tönen an sich eine reine Qualitätenreihe, die wir nach dem Charakter der Empfindungen ebensogut von oben nach unten wie von unten nach oben durchlaufen könnten, und bei der es daher auch ebenso eine obere wie eine untere Reizschwelle gibt, der oberen und der unteren Grenze der hörbaren Töne entsprechend. Da wir nun immer nur unsere Empfindungen, nicht aber die Schwingungszahlen der Töne, die wir ja erst aus der Physik kennen, vergleichen, so ist gar nicht einzusehen, wie in diesem Fall zwischen Schwingungszahlen und Merklichkeitsgraden das WEBERsche Gesetz bestehen sollte[1].

[1] Wenn EBBINGHAUS (Grundzüge der Psychologie, Bd. 1, S. 520) als einen vermeint-

In seiner Anwendung auf Empfindungsintensitäten, mit der wir es hier vorläufig allein zu tun haben, empfängt nun aber die psychologische Deutung des WEBERschen Gesetzes ihre entscheidende, nahezu einem Experimentum crucis gleich zu achtende Bestätigung durch die Tatsache, daß es sich mit einem andern, dem MERKELschen Gesetze kreuzt, und daß die Geltung jedes dieser Gesetze genau mit den Bedingungen zusammentrifft, die im einen Fall eine relative, im andern eine absolute Schätzung von Empfindungsunterschieden begünstigen. Dabei ist natürlich unter »absoluter Schätzung« keine den absoluten Maßbestimmungen der Physik irgendwie entsprechende Feststellung zu verstehen, sondern da wir überhaupt nicht die Empfindungen selbst, sondern nur ihre Unterschiede oder ihre Verhältnisse schätzen können, so ist die »absolute Empfindungsschätzung« hier nur ein abgekürzter Ausdruck für die »Gleichschätzung gleicher absoluter Unterschiede«. Daß nun eine solche doppelte Gesetzmäßigkeit der Gleichschätzung relativ und absolut gleicher Unterschiede sowohl mit der psychophysischen wie mit der rein physiologischen Deutung unvereinbar ist, leuchtet ohne weiteres ein. Wäre das WEBERsche Gesetz im Sinne FECHNERs der Ausdruck einer fundamentalen Wechselbeziehung zwischen Leib und Seele, so müßte es eine unbedingte Geltung besitzen; und wäre es eine Folge irgend welcher Gesetze der peripheren oder zentralen Nervenerregung im Sinne der rein physiologischen Hypothesen, so wäre es unmöglich, eine Veränderung oder Kompensation dieser Gesetze durch Einflüsse anzunehmen, die dem Gebiet der vergleichenden Beurteilung der Empfindungen angehören. In der Tat sind aber diese Bedingungen in den beiden Fällen, wo das WEBERsche und wo das MERKELsche Gesetz gilt, so gegeneinander verändert, daß daraus die abweichende Gesetzmäßigkeit ohne weiteres psychologisch verständlich wird. Die Bedingungen für das Zutreffen des WEBERschen Gesetzes sind nämlich: 1) die Unterschiede der Empfindungen müssen *minimale* sein, und 2) die Schätzung muß auf Grund der Vergleichung je *zweier* Empfindungen erfolgen. Beide Bedingungen hängen enge miteinander zusammen. Denn bei den Minimalmethoden können in einem Versuch immer nur zwei Empfindungen verglichen werden. Schon die Konzentration der Aufmerksamkeit auf die kleinen Empfindungsunterschiede fordert dies. Jeder Versuch, etwa eine dritte Empfindung heranzuziehen, würde die Entscheidung über die eben merkliche Änderung stören, daher denn auch alle Minimalmethoden, ohne sich über diesen

---

lich entscheidenden Einwand gegen die psychologische Deutung des WEBERschen Gesetzes den anführt: »falls dieselbe zutreffend wäre, müßte sich dasselbe notwendig auch bei den Tonhöhen bewähren«, so ist demnach offenbar von ihm nicht beachtet worden, daß wir eben nicht Schwingungszahlen, sondern Tonqualitäten vergleichen.

Punkt deutliche Rechenschaft zu geben, prinzipiell das Verfahren auf diese einfachste und eben darum schärfste Form der Vergleichung beschränkt haben. Hierdurch kommt es zugleich, daß eine Beziehung zwischen den stattfindenden Änderungen und den Unterschiedsschwellen in diesem Fall überall nur auf Grund einer Anzahl solcher völlig unabhängig voneinander ausgeführter Einzelvergleichungen festgestellt werden kann. Das ist nun offenbar die Grundbedingung für relative Schätzungen. Denn bei zwei solchen unabhängig voneinander ausgeführten Versuchen werde ich die im ersten Fall beobachteten Werte a und b zu den im zweiten gefundenen c und d nur dann in eine übereinstimmende Beziehung bringen können, wenn ich ein bestimmtes Verhältnis $\frac{a}{b}$ festhalte und dann das Verhältnis $\frac{c}{d}$ als ein ebensolches konstatiere. Das ist der Fall des WEBERschen Gesetzes. Dagegen sind es zwei von den obigen wesentlich abweichende Bedingungen, die bei der Intervallmethode obwalten: 1) die Unterschiede der verglichenen Empfindungen müssen die Grenze des eben Merklichen erheblich überschreiten, und 2) es werden nicht zwei, sondern drei Empfindungen in je einem Versuch miteinander verglichen. Beide Bedingungen hängen abermals auf das engste zusammen. Zwei Empfindungen von größerem Intervall lassen sich nicht zur Vergleichung mit den Empfindungen eines andern Versuchs festhalten: damit das möglich sei, muß eben der Grenzfall der Unterschiedsschwelle oder der scheinbaren Gleichheit gewählt werden. Es ist daher, sobald größere Intervalle verglichen werden sollen, unerläßlich, eine dritte Empfindung herbeizuziehen. Hiermit geht aber das Verfahren ohne weiteres in die Methode der mittleren Abstufungen über; und bei dieser ist, wie man sich durch die subjektive Beobachtung leicht überzeugt, das Verfahren der Schätzung ein wesentlich anderes: man hält nämlich die eine der Grenzempfindungen, bei dem aufsteigenden Verfahren die untere, bei dem absteigenden die obere, fest, um an ihrer Intensität direkt sowohl die mittlere wie die gegenüberliegende andere Grenzempfindung zu messen. Das ist nun aber gerade die Bedingung, die gefordert ist, um eine absolute Vergleichung der gegebenen Empfindungsunterschiede in dem oben definierten Sinne zu ermöglichen: wir vergleichen jetzt nicht $\frac{a}{b}$ mit $\frac{b}{c}$, sonsondern $b - a$ mit $c - b$. Das ist der Fall des MERKELschen Gesetzes[1].

[1] Begünstigt wird überdies, wie wir unten (S. 656) sehen werden, das Eintreffen des MERKELschen Gesetzes durch die Auffindung der mittleren Empfindung mittels stetiger Abstufung, während, wenn der mittlere Punkt nach der r- und f-Methode aufgesucht und berechnet wird, nach F. ANGELLs Versuchen die Tendenz zur relativen Schätzung überwiegt. Auch hier scheint die Selbstbeobachtung ein entsprechend verschiedenes Verhalten der Aufmerksamkeit zu zeigen. Im ersten Fall ist man geneigt, die drei Empfindungen a, b und c mög-

Darum besteht nun aber zugleich eine wesentliche Bedingung für den Eintritt dieses Gesetzes darin, daß die Reize *a*, *b* und *c* nur einmal in regelmäßiger auf- oder absteigender Ordnung geboten werden. Denn nur dann bilden die drei Empfindungen eine einzige Gesamtvorstellung, die wir nun in zwei Hälften zerlegen können. Dies ist bei simultaner Einwirkung der Reize nicht der Fall. Sie bietet daher in diesem Sinne nicht einfachere, sondern verwickeltere Bedingungen. Beim Gesichtssinn z. B., wo eigentlich allein neben der sukzessiven auch die simultane Methode in Betracht kommt, ist man selbst bei fixierendem Blick stets geneigt, mit der Aufmerksamkeit mehrmals zwischen den Objekten hin- und herzuwandern. Zudem sind gerade hier alle Versuche zugleich Kontrastversuche. Vergleicht man daher drei nebeneinander stehende rotierende graue Scheiben S_1, S_2 und S_3, so sind es in Wirklichkeit die Kontraste zwischen S_1 und S_2 einerseits und zwischen S_2 und S_3 andererseits, die miteinander verglichen werden. (Siehe unten Fig. 156.) Man stuft also die entsprechenden Helligkeiten h_1, h_2, h_3 so ab, daß $\frac{h_2}{h_1} = \frac{h_3}{h_2}$ wird. Hieraus erklären sich zugleich gewisse Abweichungen, die sich, wie wir unten sehen werden, bei der simultanen und der sukzessiven Vergleichung ergeben (6, c)[1].

Hiernach lassen sich das WEBERsche und das MERKELsche Gesetz beide als Erscheinungsformen zweier psychologischer Vergleichungsfunktionen betrachten, von denen je nach den obwaltenden psychischen Bedingungen die eine oder die andere in Wirksamkeit treten kann. Die eine dieser Funktionen, wir bezeichnen sie mit dem Symbol V_r, ist die der Vergleichung der Empfindungen nach relativen Unterschieden; die andere, wir bezeichnen sie mit V_a, ist die der Vergleichung nach absoluten Unterschieden. Sie entsprechen, in homogenen psychischen Größen ausgedrückt, den beiden Gleichungen:

$$V_r = k \cdot \frac{\Delta E}{E} \quad \text{und} \quad V_a = k \cdot \Delta E.$$

Der erste Ausdruck entspricht dem WEBERschen, der zweite dem MERKELschen Gesetze[2].

Als E. H. WEBER die Beobachtungen mitteilte, die unter das jetzt nach ihm benannte Gesetz fallen, da stand er bereits der psychologischen Deutung

lichst gleichzeitig festzuhalten, da man hier *b* direkt so abstuft, daß es in die Mitte zwischen *a* und *c* fällt. Bei dem zweiten Verfahren, wo man nur, bei im allgemeinen verschiedenen Distanzen *ab* und *bc*, bestimmen soll, ob *ab* oder *bc* größer sei, ist man dagegen viel mehr geneigt, zur relativen Vergleichung von $\frac{b}{a}$ mit $\frac{c}{b}$ überzugehen.

[1] Über die bei der simultanen Methode wirksam werdenden Kontrasterscheinungen vgl. unten Kap. X. 4, f.

[2] WUNDT, Logik[2], Bd. 2, S. 196.

dieses Gesetzes sehr nahe. Freilich betrachtete er noch die Tonreihe als eine besonders augenfällige Bestätigung desselben, was sie, wie bereits oben bemerkt wurde, nicht ist. Wie es bei der Abstufung der Tonreihe nicht auf die absolute, sondern auf die relative Zahl der Schwingungen ankomme, so auch bei der Unterscheidung zweier sukzessiv verglichener Gewichte oder der Länge zweier sukzessiv verglichener Linien[1]. Das einzige, worin sich bei ihm ein gewisser Mangel sei es der psychologischen Auffassung, sei es des Ausdrucks verrät, ist dies, daß er von der Vergleichung der Tonschwingungen, der Gewichte, der Linien selbst redet, daß er also, statt der Empfindungen, die äußeren Reize als die geschätzten Größen bezeichnet. Der gleiche Gesichtspunkt spielt dann auch in FECHNERS Begründung der »psychophysischen Maßmethoden« eine entscheidende Rolle. Er nennt geradezu den Reiz den Maßstab, an welchem die Empfindung gemessen werde, und er vergleicht ihn der Elle, die wir bei physischen Längenmessungen an einen Gegenstand anlegen[2]. Diese Verwechslung der Hilfsmittel, deren wir uns bedienen, um die eigentlichen »Maßstäbe« der Empfindungen, die aneinander abmeßbaren Empfindungsunterschiede, hervorzubringen, mit diesen Maßstäben selbst hat in FECHNERS psychophysischer Auffassung des WEBERschen Gesetzes und in der ganzen weiteren Entwicklung der Frage eine verhängnisvolle Rolle gespielt. Denn sie legte nun den Gedanken nahe, daß sich dieses Gesetz nicht auf das Verhältnis der psychischen Größen, der Empfindungen, zueinander beziehe, was von vornherein als die naturgemäße Betrachtungsweise erscheint, sondern daß es ein Gesetz der Wechselbeziehung zwischen der physischen und der psychischen Seite der Erscheinungen sei. War dies einmal zugegeben, so war aber nur noch die Wahl zwischen der psychophysischen und der physiologischen Deutung möglich, und die der Natur des psychischen Maßverfahrens zunächst entsprechende, die psychologische, blieb außerhalb des Gesichtskreises. Für FECHNER waren nun bei der Wahl zwischen jenen beiden Auffassungen naturphilosophische und in letzter Instanz religionsphilosophische Motive maßgebend. Hatte er doch längst nach einem Prinzip gesucht, welches die Beziehungen zwischen der körperlichen und der geistigen Welt beherrsche, und welches sich wo möglich zugleich als ein Zeugnis für die Allbeseelung der Dinge und für die künftigen Schicksale der Seele verwerten lasse. Dieses Prinzip glaubte er in dem WEBERschen Gesetz, den Beweis für seine metaphysische Weltanschauung vor allem in der nach seiner Meinung mit diesem Gesetz eng verbundenen Tatsache der Schwelle gefunden zu haben. Denn indem er das Herabsinken einer Empfindung oder irgend eines anderen psychischen Inhaltes unter die Schwelle als den Übergang in ein »Unterbewußtsein« deutete, wurde ihm das bewußte geistige Sein des Menschen zu einer einzelnen Erscheinungsform eines an sich unvergänglichen und alle Erlebnisse seiner Glieder in sich aufnehmenden göttlichen Weltbewußtseins[3]. Da FECHNER mit dieser natur- und religionsphilosophischen Anschauung unter denen, die sich nach dem Erscheinen seines Werkes mit psychophysischen Problemen beschäftigten, völlig allein blieb, so daß die auf seine »äußere«

[1] E. H. WEBER, Tastsinn und Gemeingefühl, WAGNERS Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 3, 1846, S. 560.

[2] FECHNER, Elemente der Psychophysik, Bd. 1, S. 57.

[3] WUNDT, Gustav Theodor Fechner. Rede zur Feier seines hundertjährigen Geburtstages, 1901, S. 31, 83 ff.

gegründete »innere Psychophysik« kaum beachtet wurde, so war es begreiflich, daß auch seine psychophysische Deutung des WEBERschen Gesetzes keine Anhänger fand, sondern daß alle diejenigen Physiologen und Psychologen, die an seiner Auffassung des »psychophysischen Maßprinzips« festhielten, einer physiologischen Deutung zuneigten. Doch wurde von PLATEAU und DELBOEUF[1] ein Gesichtspunkt geltend gemacht, der, weil er das Prinzip der Relativität stillschweigend in sich schloß, konsequent zu Ende gedacht eigentlich zur psychologischen Auffassung hätte führen müssen. Er bestand darin, daß man der FECHNERschen Annahme einer Proportionalität der absoluten Empfindungszuwüchse mit den relativen Reizzuwüchsen die einer Korrespondenz relativ gleicher Zuwüchse auf beiden Seiten substituierte. FECHNER hat in seiner letzten Arbeit über die psychophysischen Maßprinzipien, in der er beide Auffassungen als gleich mögliche zugestand, dieselben als die »Unterschiedshypothese« und die »Verhältnishypothese« unterschieden[2]. Der Sinn beider Hypothesen erhellt deutlich aus der verschiedenen Gestaltung der Fundamentalformel in beiden Fällen. Sie lautet:

für die Unterschiedshypothese (wie oben S. 621):

$$dE = C\frac{dR}{R}$$

für die Verhältnishypothese:

$$\frac{dE}{E} = C\frac{dR}{R}\,.$$

Aus der zweiten dieser Gleichungen ergibt sich die zuerst von PLATEAU[3] aufgestellte psychophysische Maßformel

$$E = k\,.\,R^C.$$

Da in dieser Formel E nur dann $= 0$ wird, wenn auch $R = 0$ ist, so wird durch sie die Tatsache der Reizschwelle, insoweit dieselbe nicht bloß periphere und rein physiologische Gründe hat, ausgeschlossen. Nun ist aber die Annahme einer in den Gesetzen der Aufmerksamkeit begründeten Reiz- oder Empfindungsschwelle unerläßlich, wenn man sich nicht mit allen über die Funktionen der Aufmerksamkeit bekannten Tatsachen in Widerspruch setzen will; und hiermit ist zugleich der Grundfehler der Verhältnishypothese angedeutet. Auch sie vermengt die Schätzung der Empfindungsgrößen mit der Schätzung der Reizgrößen, und infolgedessen substituiert sie die reinen Empfindungen den Merklichkeitsgraden derselben. Wenn, wie PLATEAU meinte, ein Schatten auf einer Zeichnung dann gleich merklich bleibt, wenn sich die Helligkeitsempfindungen ebenso wie die objektiven Lichtstärken im gleichen Verhältnisse ändern, so bedeutet das, daß wir dem Reizverhältnis das Empfindungsverhältnis substituieren können; es bedeutet aber keineswegs, daß dem gleichen Reizverhältnis auch das gleiche Merklichkeitsverhältnis entspricht. Beachtet man dies, so erhält man statt der Gleichung der Verhältnishypothese eine Gleichung zwischen der Empfindungsänderung und ihrem Merklichkeitsgrad $\Delta M = C\frac{\Delta E}{E}$, in welcher der Begriff der Schwelle im Sinne der Aufmerksamkeitsschwelle der Empfindung seine Stelle behauptet,

[1] DELBOEUF, Théorie générale de la sensibilité, 1876, p. 28.

[2] FECHNER, Über die psychischen Maßprinzipien und das WEBERsche Gesetz. Philos. Stud., Bd. 4, 1888, S. 161 ff.

[3] PLATEAU, POGGENDORFFs Annalen der Physik, Bd. 150, S. 485.

während, wenn man die Proportionalität zwischen Reiz und Empfindung auf die zentrale Sinneserregung bezieht, die **Reizschwelle** der Empfindung allerdings verschwindet, ohne daß dies aber als ein Mangel wird gelten können, da die Annahme, diese sei eine rein physiologische, in den Auslösungsbedingungen der zentralen Sinneserregung begründete, an und für sich die wahrscheinlichste ist.

Da die sogenannte Verhältnishypothese auf diese Weise, wie es die von ihr aufgestellte Gleichung zwischen nicht homogenen Gliedern andeutet, eigentlich in der psychophysischen Deutung FECHNERS stecken blieb, und bloß der von ihm angenommenen Beziehung zwischen Empfindung und Reiz eine andere substituierte, so war es begreiflich, daß sie keine größere Verbreitung fand, und daß man es vorzog, statt ihrer die rein physiologische Deutung zu wählen, bei der man sich wenigstens des Vorzugs einer Beziehung zwischen homogenen Größen erfreute, indem sich nun das WEBERsche Gesetz oder die ihm gegebene mathematische Formulierung in eine Gleichung zwischen physischen Größen, sei es in eine solche zwischen den peripheren und den zentralen Sinneserregungen, sei es in eine zwischen den äußeren Reizen und den Sinneserregungen verwandelte, während man in jedem dieser Fälle die Empfindungen den Sinneserregungen gleich setzte und die Akte der Vergleichung und Schätzung der Empfindungen als nicht existierend behandelte oder mit der Empfindung selber zusammenfallen ließ. Die Phantasie der Physiologen und Psychologen in der Ersinnung von Hypothesen der Nervenmechanik, welche ein irgendwie das WEBERsche oder FECHNERsche oder ein diesen sich näherndes mathematisches Gesetz zum Ausdruck bringen sollte, ist überaus fruchtbar gewesen. Bald sollte die Ausbreitung der Erregung im Zentralorgan, bald das Anwachsen derselben in der grauen Substanz, bald die Einwirkung des Reizes auf die Sinnesnerven selbst oder auf irgend welche hypothetische Substanzen der Sinnesorgane in einer möglicherweise durch eine mehr oder minder komplizierte logarithmische Funktion auszudrückenden Weise erfolgen[1]. Alle diese Hypothesen stimmen nur in dem einen Punkt überein, daß sie sich im Gebiet reiner Erfindungen bewegen. Die angenommenen Gesetze der Ausbreitung, des Anwachsens der zentralen oder peripheren Nervenerregungen oder der Widerstände, die diese erfahren, verzichten von vornherein auf irgend einen Anhalt innerhalb der empirischen Nervenphysiologie. Wenn trotzdem auf Grund so weit auseinandergehender Hypothesen gelegentlich mittels der aufgestellten Formeln leidliche Übereinstimmungen zwischen Beobachtung und Rechnung zustande kommen, so ist das darum natürlich kein Beweis für die Richtigkeit der Hypothesen, sondern nur eine Bestätigung der bekannten Tatsache, daß Formeln mit einer zureichenden Zahl willkürlicher Konstanten immer sich finden lassen, durch die man irgend eine Beobachtungsreihe ausdrücken kann. Solche Formeln können unter Umständen als empirische ihre Dienste leisten. Da aber die Berechnung der Empfindungen aus den Reizen kein jemals praktisch werdendes Problem ist (vgl. oben S. 626), so sind die aufgestellten Formeln auch unter diesem Gesichtspunkt nicht verwertbar.

[1] Vgl. BERNSTEIN, Untersuchungen über den Erregungsvorgang, 1871, S. 178. WARD, Mind. 1876, p. 460. G. E. MÜLLER, Zur Grundlegung der Psychophysik, 1878, S. 233. H. EBBINGHAUS, PFLÜGERS Archiv, Bd. 45, 1889, S. 113. M. SOLOMONS, Psychol. Review, Vol. 7, 1900, p. 234. ALFR. LEHMANN, Die körperlichen Äußerungen psychischer Zustände, Bd. 2, 1901, S. 179.

Der Gesichtspunkt, unter welchem die dritte der obigen Deutungen, die psychologische, noch ehe die verschiedenen physiologischen Hypothesen hervorgetreten waren, der psychophysischen Auffassung FECHNERS gegenübergestellt wurde, bestand nun wesentlich darin, daß es erforderlich sei, für eine auf psychologischem Gebiete zum Ausdruck kommende Gesetzmäßigkeit zunächst auf dem gleichen Gebiet die Erklärung zu suchen, also sich nach anderweitigen und allgemeineren psychologischen Erfahrungen umzusehen, denen jene möglicherweise subsumiert werden könne[1]. In ähnlichem Sinne ist das »Prinzip der Relativität« seitdem von verschiedenen Philosophen und Psychologen, wenn auch zum Teil mit einigen Modifikationen, zur Deutung des WEBERschen Gesetzes herbeigezogen worden[2]. Hierbei stellt sich nun aber deutlich als ein wesentlicher Differenzpunkt zwischen der physiologischen und der psychologischen Deutung der heraus, daß von denen, die sich der ersteren zuwenden, die Begriffe »Empfindungen haben« und »Empfindungen vergleichen« im wesentlichen als identisch betrachtet werden, während die psychologische Auffassung gerade auf diesen Punkt das entscheidende Gewicht legt. Diese Differenz begreift sich leicht daraus, daß die physiologische Deutung von Anfang an der psychologischen Analyse aus dem Wege zu gehen sucht. Anderseits darf man es wohl freilich nicht minder als eine übertreibende Betonung der Unterschiede physiologischer und psychologischer Betrachtung bezeichnen, wenn einige Autoren in dem Begriff der Empfindungsintensität selbst eine falsche, aus der unberechtigten Übertragung physischer Größenbegriffe auf das psychische Gebiet hervorgegangene Begriffsbildung sehen, sei es nun, daß sie die Intensität nur als eine eigentümliche Richtung der Qualität anerkennen[3], sei es, daß sie dem Begriff der Intensität den der Klarheit substituieren möchten[4]. Die erstere Behauptung hat insofern eine relative

---

[1] WUNDT, Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele[1], B. 1, 1863, S. 133 ff., 3. Aufl., S. 63 ff. Allerdings wurden dabei zunächst auch noch die Verhältnisse der Tonhöhen sowie die Kontrasterscheinungen irrtümlicherweise zur Stütze der psychologischen Deutung herbeigezogen. Daß die ersteren nicht hierher gehören, und daß bei ihnen das Prinzip der Relativität überhaupt vermöge der Natur dieser Empfindungsqualitäten nicht wohl zur Anwendung kommen kann, wurde schon oben bemerkt. Daß auch die Kontrasterscheinungen mindestens nur partiell auf das gleiche Prinzip zu beziehen sind, werden wir später sehen. (Vgl. Kap. X und Abschn. V.)

[2] DELBOEUF, Théorie générale de la sensibilité, 1876, p. 28. H. G. SCHNEIDER, Die Unterscheidung, Analyse, Entstehung und Entwicklung derselben, 1877, S. 3 ff. C. UEBERHORST, Die Entstehung der Gesichtswahrnehmung, 1876, S. 6, 19. ZELLER, Abhandl. der Berliner Akademie, 3. März 1881. (Hierzu meine Bemerkungen, Philos. Stud., Bd. 1, 1883, S. 251 ff.) GROTENFELT, Das WEBERsche Gesetz und die psychische Relativität, 1888. MERKEL, Philos. Stud., Bd. 5, 1889, S. 245. Bd. 10, 1894, S. 140 ff. A. MEINONG, Über die Bedeutung des WEBERschen Gesetzes, Zeitschrift für Psychologie, Bd. 11, 1896, S. S, 230, 353 ff. O. KÜLPE, Congrès de Psychologie, Paris 1900. W. AMENT, Über das Verhältnis der eben merklichen zu den übermerklichen Unterschieden, Philos. Stud., Bd. 16, 1900, S. 192 ff. FOUCAULT, La Psychophysique, 1901, p. 285. Eingehend erörtert hat endlich TH. LIPPS das Relativitätsgesetz zugleich mit Rücksicht auf seine allgemeinere psychologische Bedeutung in der Abhandlung: Das Relativitätsgesetz der psychischen Quantität und das WEBERsche Gesetz, Sitzungsber. der Münchener Akademie, philos.-histor. Kl., 1902, S. 3 ff.

[3] J. VON KRIES, Vierteljahrsschrift für wiss. Philosophie, Bd. 6, 1882, S. 257 ff.

[4] M. FOUCAULT, La Psychophysique, p. 267. Einigermaßen berühren sich diese Ausführungen auch mit den früheren von F. A. MÜLLER (Das Axiom der Psychophysik, 1882) und A. ELSAS (Über die Psychophysik, 1886), die die Empfindungsmessung überhaupt als eine ungerechtfertigte Übertragung des objektiven Größenbegriffs von den Reizen auf die

Berechtigung, als erstens die Empfindungsintensität etwas eigenartiges, mit dem was wir objektiv die »Stärke eines Reizes« nennen an sich unvergleichbares ist, und als, wie wir das namentlich bei den Lichtempfindungen sehen werden, Intensitätsänderungen und Qualitätsänderungen unter Umständen in funktioneller Abhängigkeit voneinander stehen können. Das hindert aber doch nicht, daß die Intensität der Empfindung der Qualität gegenüber als ein spezifisch verschiedenes erscheint, welches sich vor allem auch durch die unmittelbare Analogie, in die wir die Intensitätsänderungen der verschiedensten Empfindungsgebiete zueinander bringen, auszeichnet. Nicht minder aber fordert die psychologische Beobachtung eine Scheidung der Begriffe Intensität und Klarheit, die umgekehrt nur insofern eine gewisse Beziehung zueinander darbieten, als wir auch die Klarheitsgrade bei den verschiedensten Empfindungen als etwas gleichartiges bei disparaten Inhalten der Empfindungen auffassen, und daß unter bestimmten Bedingungen ein Wachstum der Intensität ein solches der Klarheit veranlassen kann, freilich aber nicht notwendig veranlassen muß. Darum bleiben beide stets unterscheidbar, und es ist ebensowohl möglich, daß wir eine schwache Empfindung klar, wie daß wir eine starke Empfindung relativ dunkel auffassen, wie denn ja übrigens auch schon die psychologische Analyse der Intensitätsverhältnisse der Empfindungen, wie wir oben sahen, zur Unterscheidung der Aufmerksamkeitsschwelle von der Empfindungsschwelle nötigt.

Von manchen Anhängern wie Bekämpfern der psychologischen Deutung, unter den ersteren besonders von A. Grotenfelt[1], ist die Unvereinbarkeit derselben mit irgend einer Art physiologischer Deutung behauptet worden. Dies dürfte jedoch auf einem Mißverständnisse dessen, was man in einem solchen Falle als den eigentlichen Inhalt der physiologischen Interpretation ansieht, beruhen. Natürlich sind die Vorgänge der Schätzung, Vergleichung und Beurteilung als solche mit irgend welchen physischen Nervenprozessen völlig inkommensurabel. Insofern aber bei solchen Vorgängen zugleich den einzelnen Empfindungen verschiedene Grade der Klarheit zukommen, sind dies Eigentümlichkeiten, die, ebenso gut wie z. B. die Unterschiede von blau und grün oder die einer stärkeren und schwächeren Empfindung, mit gewissen physiologischen Differenzen verbunden sein werden, freilich mit solchen, die vermöge des ganzen Charakters der Aufmerksamkeitsvorgänge zentralerer Natur sind als die reinen Empfindungsprozesse. Bei unserer gegenwärtigen Unkenntnis dieser Vorgänge sind hier natürlich nur unsichere Hypothesen möglich. Immerhin wird es gestattet sein, im Anschlusse an die früheren Erörterungen über das »Apperzeptionszentrum« (S. 378) die durch das Webersche Gesetz an die Hand gegebenen Gesichtspunkte schematisch zu veranschaulichen. In dem früher benutzten hypothetischen Schema Fig. 105 (S. 383) würden in diesem Fall nur die Zentren *SC*, *HC*, *AC* in Betracht kommen. Nehmen wir nun an, in einem Sinneszentrum *SC* wachse die Intensität der Erregung innerhalb der Grenzen der Gültigkeit des Weberschen Gesetzes proportional der Reizstärke, so wird eine Vergleichung von Empfindungen verschiedener Inten-

Empfindungen betrachten, also gewissermaßen den von der psychologischen der physiologischen und psychophysischen Auffassung gemachten Vorwurf umkehren. Über Elsas vgl. Fechner, Philos. Stud., Bd. 4, 1888, S. 162 ff.

[1] A. Grotenfelt, Das Webersche Gesetz usw., S. 162 ff.

sitäten a, b, c . . . erst möglich werden durch die auf dem Wege la zugeleiteten apperzeptiven Hemmungsreize; diese werden aber ausgelöst durch Erregungen, die auf zentripetalen Bahnen ss', hh' dem Zentrum AC zugeführt werden. Auch von den letzteren wollen wir voraussetzen, sie seien innerhalb der nämlichen Grenzen den Reizstärken proportional. Nun wird 1) eine Erregung a eine gewisse Stärke besitzen müssen, bis der zugehörige Apperzeptionsreiz s' das Zentrum AC zur Miterregung bringt und eine zentrifugale Hemmung la auslöst, oder, psychologisch ausgedrückt, bis die Empfindung die Aufmerksamkeit erregt. Diese Minimalgröße der Erregung in AC ist ein Schwellenwert, der, im Unterschied von der der Minimalerregung in SC entsprechenden Bewußtseinsschwelle des Reizes, der Aufmerksamkeitsschwelle entspricht. 2) Es wird gemäß den später (in Abschn. V) zu erörternden psychologischen Verhältnissen der Apperzeption die Voraussetzung gemacht werden können, daß jede in AC ausgelöste zentrifugale Hemmung nicht bloß von der Stärke der momentanen auslösenden Reize, sondern überdies von der Intensität der dem Zentrum AC überhaupt zuströmenden Erregungen abhänge. Letztere Annahme wird durch die Tatsache nahe gelegt, daß der Umfang der Apperzeption stets ein eng begrenzter ist, und daß namentlich bei großer Aufmerksamkeit nur sehr wenige Inhalte gleichzeitig erfaßt werden können. Die einfachste Voraussetzung einer solchen doppelten Abhängigkeit würde nun die sein, daß der ausgelöste zentrifugale Hemmungsreiz einerseits proportional der Stärke des auslösenden Reizes wachse, anderseits aber zugleich derjenigen Erregung, die ein unmittelbar vorangegangener Reiz von übereinstimmender allgemeiner Qualität im Apperzeptionsorgan zurückgelassen hat, umgekehrt proportional sei. Es wird also, wenn wir den vom direkten Sinneszentrum S ausgehenden auslösenden Reiz mit R_c, den im Apperzeptionszentrum andauernden mit c bezeichnen, die in AC ausgelöste Hemmung H proportional $\frac{R_c}{c}$ sein. Wechselt dann, wie wir voraussetzen, die ausgelöste Hemmung derart, daß sie, um die gleiche Größe zu erreichen, jedesmal dem einwirkenden Reize proportional sein muß, so ist demnach, wenn wir mit a eine von den besonderen Bedingungen der Beobachtung abhängige konstante Größe ausdrücken, der Hemmungszuwachs ΔH, der bei einem kleinen Zuwachs ΔR_c der zentralen Sinneserregung R_c eintritt, dem Quotienten $\frac{\Delta R_c}{a R_c}$ proportional, oder, wenn wir mit $C = \frac{1}{a}$ eine neue Konstante bezeichnen: es ist $\Delta H = C . \frac{\Delta R_c}{R_c}$. Da nun der Hemmungszuwachs ΔH nach der früher (S. 383) entwickelten Voraussetzung das physiologische Äquivalent zu dem psychologischen Begriff der »Spannung der Aufmerksamkeit« ist, so bedeutet diese Formel in das Psychologische übersetzt: der Zuwachs der Aufmerksamkeit, der erfordert wird, damit eine gegebene zentrale Sinneserregung um den gleichen Klarheitsgrad (z. B. um ein eben Merkliches) zunehme, ist dem Quotienten aus der Erregungszunahme in die Größe der Erregung proportional, ein Satz, in welchem unmittelbar das Weberssche Gesetz ausgedrückt ist. Anders liegen die Bedingungen bei der Intervallmethode. Hier wirken die drei Reize a, b und c in einem und demselben Versuch unmittelbar nacheinander und bei gleich bleibender absoluter Spannung der Aufmerksamkeit auf das Bewußtsein ein. Demnach werden wir auch physiologisch eine gleich bleibende

Größe der vom Zentrum AC auf das direkte Sinneszentrum SC ausgehenden Hemmungsreizung anzunehmen haben, und es wird infolgedessen jedesmal beim Übergang von einem schwächeren zu einem stärkeren Reiz der Hemmungszuwachs ΔH dem Reizzuwachs ΔR_c proportional sein, d. h. an die Stelle des WEBERschen wird nun das MERKELsche Gesetz treten.

6. Die Empfindungsintensität in den einzelnen Sinnesgebieten.

a. Allgemeine Vergleichswerte der Reizschwelle und der relativen Unterschiedsschwelle.

Die Untersuchung der Intensitätsschätzung innerhalb der einzelnen Sinnesgebiete kann sich, nach den allgemeinen Prinzipien der psychischen Messung (S. 547 ff.), zwei empirische Aufgaben stellen. Die eine ist entweder auf die Bestimmung der »Unterschiedsschwelle« je zweier Reize nach den verschiedenen Minimalmethoden, oder auf die Auffindung der scheinbaren Mitte zwischen zwei voneinander entfernten Empfindungen nach der Intervallmethode gerichtet. Die andere hat die »Reizschwelle« für jedes einzelne Sinnesgebiet zu ermitteln. Eine dritte Aufgabe würde in der Bestimmung der »Reizhöhe« bestehen. In Anbetracht der Schwierigkeiten, die ihr entgegenstehen (S. 561), kann aber davon um so mehr abgesehen werden, da eine solche Bestimmung höchstens von physiologischem, kaum von psychologischem Interesse sein würde. Bei der Aufsuchung der Unterschiedsschwelle sowie der ihr korrespondierenden Werte bei den Fehlermethoden und bei der Methode der mittleren Abstufungen wird dann jeweils die Übereinstimmung der Ergebnisse mit dem WEBERschen Gesetze durch die Konstanz gewisser relativer Werte, sei es der relativen Unterschiedsschwellen sei es anderer ihnen proportional anzunehmender Größen, zu erkennen sein, während sich das Zutreffen des MERKELschen Gesetzes an der Konstanz der entsprechenden absoluten Werte, also, da dieses Gesetz nur bei der Intervallmethode zur Beobachtung kommt, an der absoluten Gleichheit der Intervalle zwischen einem mittleren und den beiden oberhalb und unterhalb liegenden Grenzreizen verrät. Mit Rücksicht auf diese Prüfung der für die Intensitätsschätzung hauptsächlich maßgebenden Gesetze wollen wir die Sinnesgebiete in der Reihenfolge betrachten, daß wir diejenigen voranstellen, die wegen der physiologischen Bedingungen der Reizung die günstigsten sind. Nach diesem Prinzip ergibt sich aber die Reihenfolge: Schallempfindungen, Lichtempfindungen, Druck- und Spannungsempfindungen. Die übrigen Sinnesgebiete (Temperatur, Geruch und Geschmack) lassen zwar gewisse Schwellenbestimmungen zu. Doch sind die Bedingungen der Reizeinwirkung bei ihnen zu unsicher, um zur Prüfung irgend einer Gesetzmäßig-

keit verwertbar zu sein. Ihre Intensitätsverhältnisse sollen darum hier vorläufig außer Betracht bleiben, um, insoweit sie psychologisch bemerkenswert sind, im nächsten Kapitel im Zusammenhang mit den Qualitätseigenschaften dieser Empfindungen erörtert zu werden.

Ehe wir auf die Einzelmessungen innerhalb der hier in Betracht gezogenen Empfindungsgebiete, die Beschreibung der dazu erforderlichen technischen Hilfsmittel und auf die im Zusammenhange damit zu gebende kurze Schilderung der Entwicklung dieses Teils der experimentellen Psychologie näher eingehen, mag aber zunächst eine kurze Übersicht der gewonnenen Hauptresultate vorangestellt werden. Wir beschränken uns dabei auf die Minimalwerte der Reizschwelle in den hier in Betracht gezogenen Sinnesgebieten und auf die Minimalwerte der Verhältnisschwelle, die beide je ein Optimum der psychophysischen Leistung darstellen, insofern, wie wir sahen, die Reizschwelle der Reizempfindlichkeit und die Verhältnisschwelle der relativen Unterschiedsempfindlichkeit reziprok ist. Die Verhältnisschwellen in dem oben (S. 561) definierten Sinne verdienen in diesem Falle schon um deswillen vor den absoluten Unterschiedsschwellen den Vorzug, weil sie Werte darstellen, die ganz unabhängig von den in jedem Gebiet angewandten Maßeinheiten miteinander vergleichbar sind, so daß sie Maßzahlen für die Verhältnisse der Unterschiedsempfindlichkeit der einzelnen Empfindungsgebiete abgeben. Bei der Reizschwelle ist das naturgemäß nicht der Fall. Ein vergleichbares Maß der Reizempfindlichkeit läßt sich daher nur gewinnen, wenn man die in den verschiedenen Sinnesgebieten angewandten Reizgrößen auf ein gemeinsames Maß zurückführt. Die Schwierigkeiten, die infolgedessen der Herstellung vergleichbarer Schwellen im Wege stehen, bringen es mit sich, daß man meist von ihr abweicht und sich auf die Angabe der für die Einzelgebiete ausgeführten Sonderbestimmungen beschränkt. Immerhin ist hier in einzelnen Fällen, wo die Messungen im Anschlusse an das einheitliche Maßsystem der physischen Arbeits- oder Energiewerte ausgeführt wurden, wenigstens für die wichtigsten Sinnesgebiete eine approximative Bestimmung vergleichbarer Werte möglich geworden. Prinzipiell würde naturgemäß das nämliche auch für die obere Grenze der Reizempfindlichkeit, die Reizhöhe, zu fordern sein. Doch bleibt man hier im Hinblick auf die Unmöglichkeit einer genaueren Ermittelung dieser Grenze auf allgemeine, aus gewissen praktischen Erfahrungen geschöpfte Vermutungen angewiesen.

Beschränken wir uns bei der Reiz- und Unterschiedsschwelle auf das Optimum der Leistungsfähigkeit in dem Sinne, daß es sich um Grenzwerte der Empfindlichkeit handelt, bei denen zugleich die Sinnesreize eine

möglichst günstige Qualität besitzen, bzw. auf die empfindlichsten Teile einwirken, so lassen sich zunächst der vergleichenden Bestimmung der Reizschwelle nur die Maße zugrunde legen, die auch physikalisch als Maße der als Sinnesreize wirksamen Bewegungsenergien verwendet werden: das sind die Maße der mechanischen Energien oder die mechanischen Arbeitsgrößen. Denn sie sind die einzigen, für die wir überall wieder verwendbare Maßeinheiten besitzen. Als eine solche gilt der Physik das »Erg« oder diejenige Arbeitsgröße, die der Erhebung eines Gewichtes von 1 Milligramm auf ein Zentimeter Höhe in der Zeiteinheit der Sekunde entspricht. Die Anwendung dieser Arbeitseinheit auf die Bestimmung der Reizschwellen führt nur insofern eine gewisse Schwierigkeit mit sich, als die durch die Einwirkung der Sinnesreize entstehende Empfindung im allgemeinen schon vor dem Ablauf einer Sekunde ihr Maximum erreicht und beim Gesichtssinn sogar schon ein beginnendes Sinken der Erregung erkennen läßt. Doch können wir für den vorliegenden Zweck approximativer Vergleichung hiervon absehen, da man annehmen darf, daß die Zeitunterschiede des Erregungsverlaufs immerhin klein genug sind, um sie gegenüber den andern in die angegebene Maßeinheit eingehenden Größen vernachlässigen zu können. Unter dieser Voraussetzung ergeben sich für die Reizschwellen der drei hier allein in Betracht zu ziehenden Hauptsinne, Tast-, Gehörs- und Gesichtssinn aus den zuverlässigsten der unten näher anzuführenden Bestimmungen folgende angenäherte und abgerundete Optimumwerte:

Drucksinn der Haut	$^1/_{10000}$ Erg.
Gehörssinn	$^1/_{10000000}$ Erg.
Gesichtssinn	$^1/_{100000000}$ Erg.

Ein Optimum der Empfindlichkeit bezeichnet jede dieser Zahlen insofern, als bei dem Drucksinn eine der für Intensitäten empfindlichsten Hautstellen, die Wangenhaut, bei Gehörs- und Gesichtssinn die günstigsten objektiven Reize, dort ein Ton von mittlerer Höhe, hier eine Spektralfarbe von der mittleren Wellenlänge des Grün gewählt sind. Diesseits und jenseits dieser Punkte steigt die Reizschwelle erheblich, und sie erreicht für das Gehör bei den tiefsten Tönen, für das Licht bei den längsten Wellenlängen des Rot ein Maximum.

Eine andere Reihenfolge ergibt sich bei den Verhältnisschwellen, wenn wir sie in analoger Weise nach der zunehmenden Empfindlichkeit ordnen. Hier steht der Gehörssinn an der untersten Stelle, während der Gesichtssinn wiederum das Maximum der Empfindlichkeit zeigt. Es ergeben sich nämlich folgende abgerundete Durchschnittswerte:

Schallempfindung	$^1/_{10}$
Äußere Tastempfindung	$^1/_{20}$
Innere Tastempfindung (Bewegungsempfindung)	$^1/_{40}$
Lichtempfindung	$^1/_{100}$.

Die Gehörsschwelle bezieht sich hier nicht auf Töne, sondern auf momentane Geräusche, die Gesichtsschwelle auf weißes Licht. Sie bezeichnet übrigens einen Mittelwert, von dem aus nach unten wie nach oben Abweichungen stattfinden. Namentlich geschieht dies in dem Sinne, daß durch Übung und geschärfte Aufmerksamkeit die Verhältnisschwelle bedeutend, bis auf $^1/_{150}$—$^1/_{200}$ erniedrigt werden kann. Weitere Abweichungen auch für die andern Sinnesgebiete, in denen ähnliche Einflüsse neben denen der angewandten instrumentellen Hilfsmittel von Einfluß sind, werden sich aus der folgenden Einzeldarstellung ergeben.

b. Schallempfindungen.

Über dieses Sinnesgebiet wurden zuerst Versuche nach der Methode der Minimaländerungen von VOLKMANN[1] ausgeführt. Er fand, daß die den Schallstärken proportionalen Fallhöhen eines Schallpendels annähernd im Verhältnis von 3 : 4 stehen mußten, wenn sie eben unterschieden werden sollten. RENZ und WOLF[2] sowie NÖRR[3], die sich unter VIERORDTS Leitung der *r*- und *f*-Methode bedienten, erhielten schwankendere Ergebnisse. Mit vollkommeneren Hilfsmitteln sind dann von TISCHER, MERKEL und STARKE nach der Methode der Minimaländerungen, von MERKEL und ANGELL nach mittleren Abstufungen, von G. LORENZ, MERKEL, KÄMPFE und KELLER mittels der Abzählungsmethoden Versuche ausgeführt worden[4]. Hierbei ergaben diejenigen Methoden, die auf der Vergleichung kleinster Unterschiede beruhen, in sehr weiten Grenzen eine Übereinstimmung mit dem WEBERschen Gesetze. Die Verhältnisschwelle ergab sich schließlich bei der Minimalmethode etwa $= \frac{1}{10}$, ein Wert, mit dem auch die der Methode der mehrfachen Fälle bestimmte Ebenmerklichkeitsschwelle ziemlich genau übereinstimmte. Dem gegenüber ergaben sich bei der Methode der mittleren Abstufungen jedoch wesentlich abweichende Resultate. Wurde die mittlere Empfindung durch minimale Abstufungen aufgesucht, so waren die Resultate schwankend. Doch fand MERKEL, daß der als die Empfindungsmitte geschätzte Reiz nahe mit dem

---

[1] FECHNERS Psychophysik, Bd. 1, S. 176.
[2] VIERORDTS Archiv f. physiol. Heilkunde, 1856, S. 185.
[3] Zeitschrift f. Biologie, Bd. 15, 1879, S. 297.
[4] Philos. Stud., Bd. 1, 2, 4, 5, 7, 8, 1883—1893. Psychol. Stud., Bd. 3, 1907, S. 49.

arithmetischen Mittel zwischen den beiden Grenzreizen zusammenfiel. Eine zwischen dem arithmetischen Mittel und dem WEBERschen Gesetz liegende Teilung ergab sich in F. ANGELLs Versuchen, wo der mittlere Reiz nicht stetig abgestuft, sondern nach dem irregulären Verfahren (S. 594) in einer großen Zahl von Fällen unregelmäßig variiert, und aus den so gewonnenen Schätzungen die Empfindungsmitte bestimmt wurde.

Bestimmungen der Reizschwelle des Gehörssinnes hat man sowohl für Geräusche wie für Töne ausgeführt. Nur im letzteren Fall ist es möglich, die mechanische Energie des Minimalreizes annähernd in absolutem Maß zu bestimmen. So schätzte M. WIEN, indem er einen Ton von eben hörbarer Intensität auf einen mit einer Aneroidmembran verschlossenen Resonator wirken ließ, nach der Messung der Schwingungen dieser Membran die Reizschwelle gleich einer Druckschwankung von 0,59 Tausendteilen eines mm Quecksilber, was, die Größe des Trommelfells zum 33 qmm gerechnet, in der Zeiteinheit einer Energie von nur 0,0000022 mg-mm entsprechen würde[1]. Ähnlich kleine Werte fanden BOLTZMANN und TÖPLER[2] sowie Lord RAYLEIGH[3], als sie aus den Entfernungen, in denen ein Ton noch eben hörbar war, die Amplituden der auf das Ohr einwirkenden Luftschwingungen berechneten. Die ersteren Beobachter fanden diese = 0,00004, der letztere = 0,00000127 mm. Für Geräusche liegen nur empirische Bestimmungen der Reizschwelle unter Angabe der Schallquelle und ihrer Entfernung vom Ohre vor. So fand NÖRR dieselbe beim Fall kleiner Eisenkugeln auf eine Eisenplatte und bei einer Entfernung von 50 cm zu 1500 mg-mm[4].

Zur Untersuchung der Intensitätsverhältnisse der Schallempfindungen sind Vorrichtungen erforderlich, die möglichst kurz dauernde Schalleindrücke hervorbringen, deren objektive Stärke genau bestimmt werden kann, und deren Qualität sich bei den Veränderungen der Schallintensität nicht merklich ändert. Stehen zusammengesetztere Apparate nicht zu Gebote oder führt man die Beobachtungen an sich selbst aus, so bedient man sich zweckmäßig des in Fig. 150 dargestellten Schallpendels. Dasselbe besteht aus zwei gegen einen Ebenholzklotz vor einer Skala pendelnden Rohrstäben, an denen unten Kugeln aus Hartgummi befestigt sind. In der Ruhelage berühren die Kugeln die

---

[1] M. WIEN, Über die Messung der Tonstärke, Diss., Berlin 1888. WIEDEMANNS Ann. 1889, S. 856.

[2] BOLTZMANN und TÖPLER, POGGENDORFFS Annalen, Bd. 141, 1870, S. 349.

[3] Lord RAYLEIGH, Phil. Mag. (5), vol. 38, 1894, p. 365.

[4] A. a. O. Wegen des abweichenden Materials ist damit die ältere von SCHAFHÄUTL (Abhandlungen der bayr. Akademie der Wiss., Bd. 7, S. 517) ausgeführte Bestimmung der Reizschwelle, nach welcher bei Benutzung eines Korks der Schall von 1 mg-mm in 91 mm Entfernung verschwand, nicht vergleichbar. Übrigens kommen hier selbst bei normalem Gehör sehr bedeutende individuelle Unterschiede vor. Vgl. F. BEZOLD, Über die funktionelle Prüfung des menschlichen Gehörorgans, 1897, S. 144, 203.

einander parallelen Seiten des Ebenholzes. Um einen Schallunterschied von gegebener Größe hervorzubringen, stellt man die rechts und links an der Skala befindlichen Schieber, die zur Aufnahme der Pendelstange eine Rinne darbieten, auf die geeigneten Punkte der Skala ein, führt mit der rechten und linken Hand die Pendel in die Rinne zurück und läßt sie dann rasch nach einander fallen, um die entstehenden Schalle zu vergleichen. Im Moment, wo eine jede Kugel von dem Ebenholz zurückprallt, wird sie durch einen Druck der Hand der entsprechenden Seite auf dem unter ihr befindlichen Fanghebel, dessen Platte mit Filz überzogen ist, geräuschlos aufgefangen, um einen zweiten Schall durch Rückprall unmöglich zu machen. Zur Erzielung einer genau gleichen Beschaffenheit der beiden Schalle ist der Ebenholzklotz auf einem eichenen Fußbrett befestigt, das auf dicken Filzunterlagen steht, und außerdem

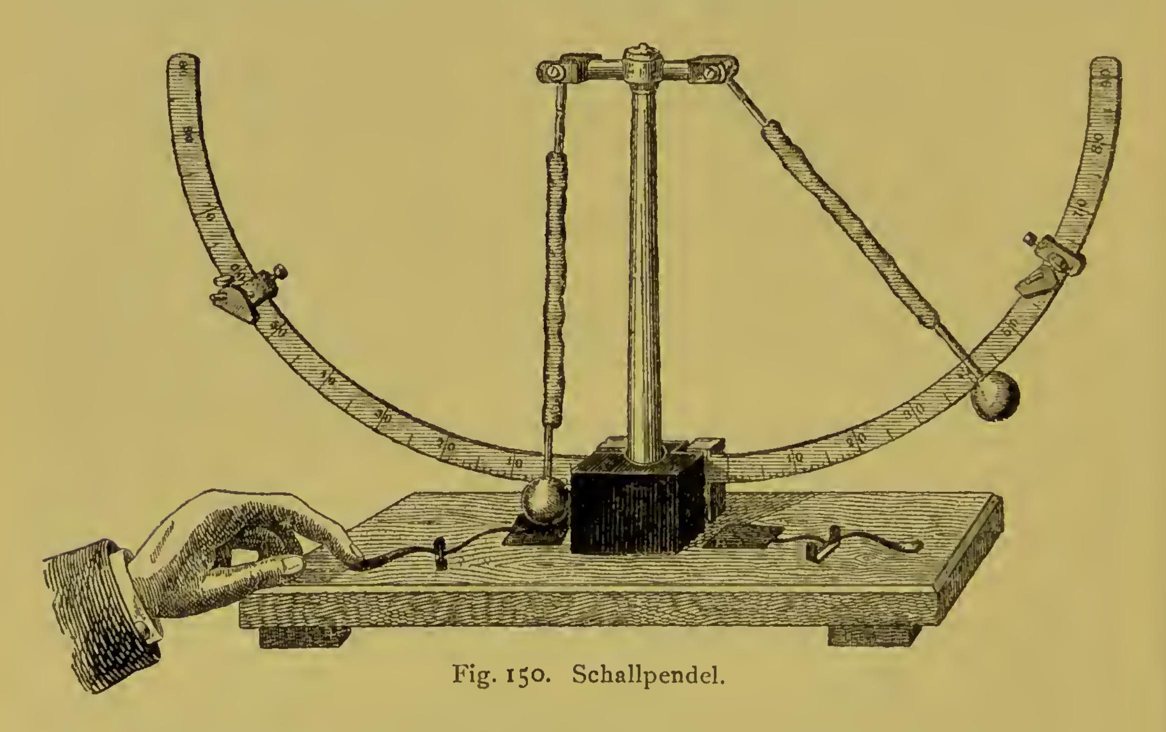


Fig. 150. Schallpendel.

von den beiden Skalen und deren Träger, sowie von der Tragsäule der Pendel durch Luftzwischenräume getrennt; ferner sind die Pendelstangen zum Behuf der Dämpfung der auf sie fortgepflanzten Schwingungen von einer Filzhülle umgeben[1]. Der Apparat ist sowohl bei der Methode der Minimaländerungen, wie auch der richtigen und falschen Fälle anwendbar. Sollen die Versuche über größere Intervalle von Schallstärken ausgedehnt und zugleich die Anwendung der Methode der mittleren Abstufungen möglich werden, so dient das Fallphonometer (Fig. 151 und 152) zur Erzeugung und Messung der Schallstärken. Dasselbe besteht aus den Fallapparaten, dem Fangkasten zur Aufnahme der fallenden Kugeln und einigen Hilfsvorrichtungen. Vier zylin-

[1] Um der Gleichheit der Qualität beider Schalle noch sicherer zu sein, kann man sich auch auf die Benutzung eines der beiden Pendel beschränken, das man sukzessiv auf verschiedene Höhe einstellt. Über eine hierzu dienende Einrichtung des Apparates vgl. KÄMPFE, Philos. Stud., Bd. 8, 1893, S. 524.

drische, hinten mit einer Millimeterteilung versehene Stahlstäbe nehmen die elektromagnetischen Kugelhalter (Fig. 151 und 152) auf, die vertikal verschiebbar sind und an jedem Punkt mittels der Schraube *J* festgestellt werden können. Die vier Stäbe befinden sich auf einem durch vier Stellschrauben einzustellenden eisernen Stativ *T* (Fig. 151) und sind an ihren oberen Enden durch eine Querstange verbunden, die, um die Stabilität des Apparats zu sichern, mittels prismatischer Holzstäbe an der Wand befestigt ist. Jeder der vier Kugelhalter, von denen in Fig. 151 nur drei (*I*, *II*, *III*) in verschiedener

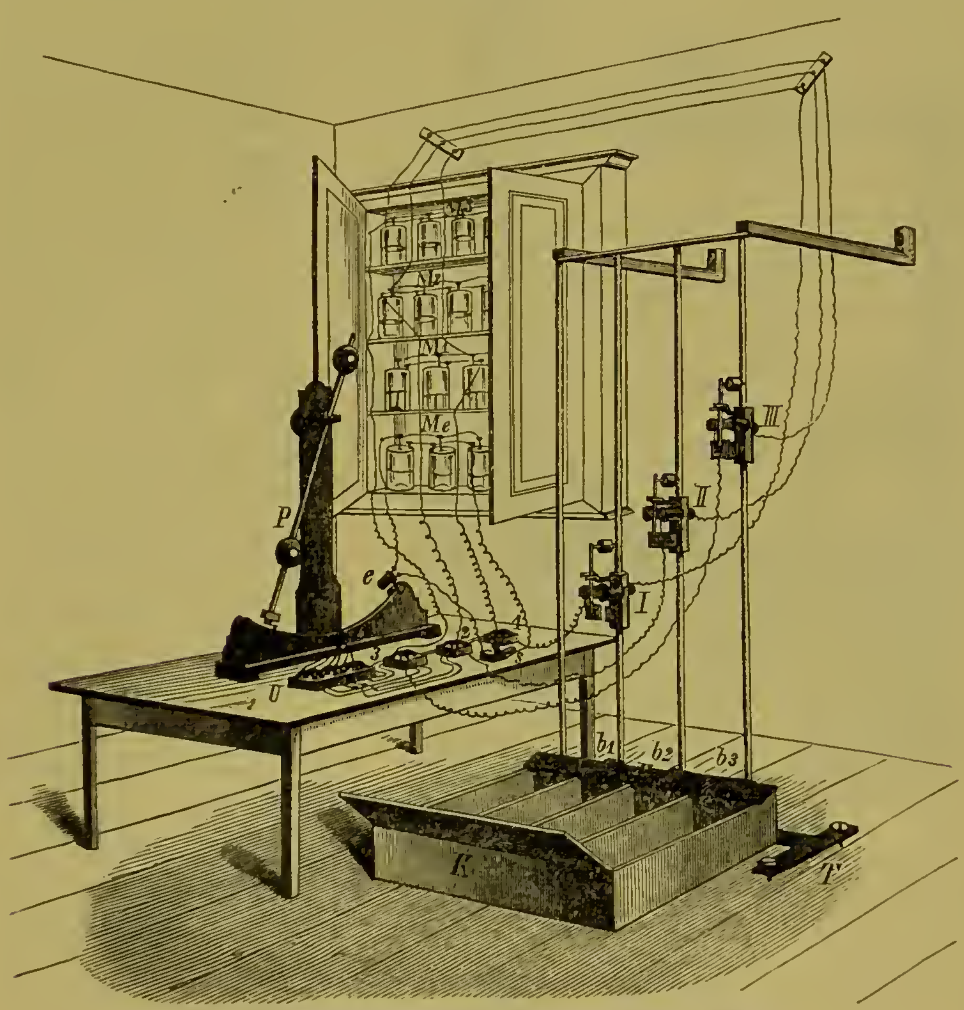


Fig. 151. Fallphonometer mit Hilfsvorrichtungen.

Höhe angedeutet sind, besteht aus einem Elektromagneten *E* und einem Ankerhebel *Z* (Fig. 152), welche an der prismatisch gestalteten Hülse *M* befestigt sind. Die Marke *k* gibt an der auf *H* befindlichen Millimeterskala genau die Stellung von *M* und damit die entsprechende Fallhöhe der Kugel *K* an. Außer *E* und *Z* trägt *M* noch zwei zur Fixierung der Kugel bestimmte Vorrichtungen *enf* und *lm*. Ebenso befindet sich eine solche (*f' d*) am unteren Ende des Ankerhebels. Der letztere besteht aus dem Halter *Z* mit der Gabel *g*, deren Achse *a* der Drehpunkt des eigentlichen Hebels ist. Dieser trägt an

seinem oberen Ende die zylindrische Stange *h* mit dem Laufgewicht *G*. Am andern Hebelarm befindet sich der Anker *c*. Der Spielraum für die Bewegung des letzteren kann mittels der an *Z* befestigten Schraube *b* beliebig beschränkt werden. Die Einstellung der Kugel *K* geschieht, indem sie zunächst in die Rinne der Platte *l* eingesetzt und dann diese in einem Schlitten verlaufende Platte soweit vorgeschoben wird, daß *K* zwischen den mittels der Schrauben *f* und *f'* festzustellenden vertikalen Platten *n* und *d* so eingeklemmt werden kann, daß *n* in dem Schlitten *e* genau bis zum Äquator der Kugel herabreicht. Wird nun der Strom des Elektromagnets *E* geschlossen, so wird der Anker *c* gegen *E* bewegt und die Platte *d* an *K* festgedrückt. Schiebt man dann den Träger *l* zurück, so fällt im Moment, wo der Strom wieder geöffnet wird, die Kugel infolge der durch das Laufgewicht *G* erzeugten Drehung des Ankerhebels. Dieser Fall vollzieht sich, da *n* am Äquator angreift, ohne jede gleitende Reibung. Das an der Unterfläche von *l* befindliche Häkchen *m* dient zur Befestigung eines Lotes, das, wenn *m* bei vorgeschobener Platte *l* auf den tiefsten Punkt der Kugel eingestellt ist, die Stelle des Fallbretts angibt, die von *K* getroffen wird. Vor dem eisernen Träger *T* (Fig. 151) befindet sich, durch einen kleinen Zwischenraum getrennt, der Fangkasten *K* mit der Fallunterlage *F*. Die vier Fächer sowie die Wände des ersteren sind mit Tuch und Watte gefüttert, so daß die von den Fallbrettern zurückprallenden Kugeln völlig geräuschlos in sie hineinfallen. Die Fallunterlage *F* besteht aus einem mit einer dicken Filzunterlage bedeckten Holzbrett; auf ihr befindet sich unter jedem Kugelapparat ein kleines Fallbrett aus Ebenholz,

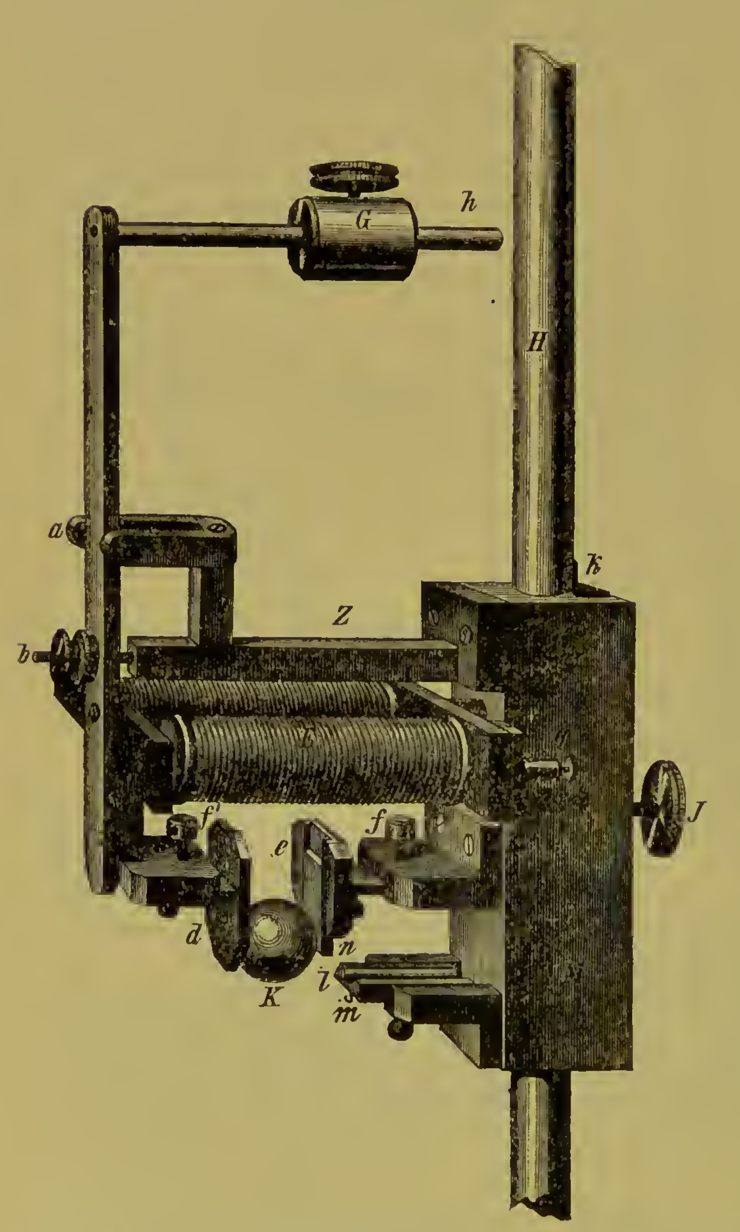


Fig. 152. Ein Kugelhalter des Fallphonometers.

b_1, b_2, b_3. Damit in jedem Versuch bei der Benutzung zweier Kugeln, deren Höhenunterschied konstant erhalten (Methode der *r*- und *f*-Fälle) oder sehr wenig variiert wird (Minimaländerungen), die Zwischenzeit der beiden Schalle möglichst gleich bleibe, benutzt man zweckmäßig das Kontaktpendel *P*, dessen Schwingungsdauer durch die Verschiebung zweier dies- und jenseits der Achse gelegenen Linsen in weiten Grenzen variiert werden kann. Dasselbe bewirkt beim Passieren der Gleichgewichtsanlage die Öffnung eines Kontaktes, die je nach Einstellung der Wippen *U*, welche mit den Stromwendern 1, 2, 3 und durch diese mit den entsprechenden Kugelapparaten verbunden sind, die Lösung des gewünschten Ankers und dadurch den Fall der zugehörigen Kugel hervorbringt. Der Gang des Pendels muß vollkommen geräuschlos sein; zu diesem Zweck wird dasselbe von einem kleinen Elektromagnete *e* in seitlicher Lage festgehalten und durch Unterbrechung des von *Mc* kommenden Stromes mittels Öffnung der Wippe *s* in Bewegung gesetzt. Die durch die Stromwender 1, 2, 3 und den Schließungsapparat *U* geleiteten Ströme der MEIDINGERschen Batterien M_1, M_2, M_3 sind für die elektromagnetischen Kugelhalter bestimmt. Befinden sich die letzteren in größeren Abständen voneinander (Methode der mittleren Abstufungen), so muß entweder vor jedem Fall die Lage des Kontaktes entsprechend verändert bzw. eine Mehrzahl von Kontakten in verschiedener Lage angewandt, oder es muß, indem man auf die Benutzung des Kontaktpendels verzichtet, die gleichförmige Öffnung in *U* nach dem Takte des Metronoms eingeübt werden. Die Ausführung der Versuche fordert, daß der Experimentator und der die Schallstärken vergleichende Beobachter verschiedene Personen sind (unwissentliches Verfahren), und daß in dem Versuchsraume absolute Stille herrsche; namentlich müssen die Manipulationen des Experimentators völlig unhörbar sein. Ferner müssen alle Beobachtungen in der zur Elimination der Fehler der Zeitlage erforderlichen planmäßigen Reihenfolge mit stets gleich bleibenden Pausen ausgeführt werden.

Die Versuche mit Schallstärken sind wegen der kurzen Nachdauer der Empfindung und der geringen Ermüdung des Sinnesorgans zur Prüfung der allgemeinen Empfindungsgesetze besonders geeignet; dagegen führen sie insofern eine gewisse Schwierigkeit mit sich, als mit der Veränderung der Schallstärke sehr leicht eine solche der Klangqualität eintritt, die entweder leisere Intensitätsunterschiede verdecken oder aber mit Intensitätsunterschieden verwechselt werden kann. Hierauf ist es wohl zurückzuführen, daß die früheren Beobachter die Unterschiedsschwelle bald offenbar viel zu groß, bald aber auch unter dem zuletzt erwähnten Einfluß zu klein ansetzten. Solche unerwünschte Änderungen der Klangqualität stellen sich besonders leicht dann ein, wenn verschiedene Schallquellen in einem und demselben Vergleichsversuch verwendet werden. Selbst bei dem Schallpendel und dem Fallphonometer sind unter Umständen trotz sorgfältigster Herstellung der Fallkugeln und Schallunterlagen solche Klangunterschiede nicht ganz zu vermeiden. Wo der Versuchsplan es irgend gestattet, da ist es daher rätlich, dieselbe Schallquelle (Fallkugel und Schallbrett) bei Normal- wie Vergleichsreiz zu benutzen. Wie KÄMPFE beim Schallpendel, so hat sich daher H. KELLER beim Fallphonometer schließlich dieses Verfahrens bedient[1]. Eine andere Schwierigkeit erwächst

[1] H. KELLER, a. a. O. S. 50.

den Schallversuchen daraus, daß die Bestimmung der objektiven Schallstärke ebenfalls auf subjektivem Wege geschehen muß, da wir zureichende physikalische Methoden zur Schallstärkemessung noch nicht besitzen. Die beim Fall einer Kugel entstehende lebendige Kraft ist dem Produkte $p \cdot h$ (Gewicht × Fallhöhe) proportional. Indem jedoch ein Teil dieser Kraft außer in Schallschwingungen noch in andere Bewegungsformen übergeht, unter welchen letzteren die bleibende Deformation der Kugel und der Fallunterlage eine wichtige Rolle spielt, wird nur dann eine Proportionalität der Schallstärke mit dem Produkte $p \cdot h$ zu erwarten sein, wenn jene Deformation wegen der vollkommenen Elastizität der benutzten Körper eine sehr geringe ist. In der Tat fand P. Starke[1] bei dem oben beschriebenen Fallphonometer innerhalb der hier anzuwendenden Grenzen diese Proportionalität annähernd bestätigt, wogegen Vierordt[2], Oberbeck[3], Tischer[4] und Merkel[5] bei der Benutzung anderer Vorrichtungen mehr oder minder erhebliche Abweichungen fanden. Diese Beobachter berechneten daher aus den Versuchen eine empirische Formel $i = p h^{\varepsilon}$ oder $i = p^{\eta} h^{\varepsilon}$, worin η und ε als variable Elemente angenommen und für jede der benutzten Höhen bzw. bei der zweiten Formel auch für jedes Gewicht bestimmt wurden. Bei jeder derartigen Bestimmung werden die einem gegebenen Normalschall $i = ph$ in der Empfindung gleichenden Vergleichsschalle aufgesucht, indem man teils p teils h variiert und die Werte $p_1 h_1$, $p_2 h_2$, $p_3 h_3$, ... bestimmt, die subjektiv der Schallstärke $i = ph$ gleich sind. Diese Bestimmungen müssen wieder zur Elimination der konstanten Fehler in allen Zeitlagen nach der Methode der Minimaländerungen ausgeführt werden. Dabei ergibt sich freilich stets ein eliminierbarer konstanter Fehler, der von der Gültigkeit des Weberschen Gesetzes herrührt, da infolge des letzteren von zwei verglichenen Schallintensitäten die größere zu klein geschätzt wird. Indem dieser relative Schätzungsfehler innerhalb der Grenzen der Gültigkeit des Gesetzes konstant ist, kann er jedoch bestimmt und in Rechnung gebracht werden.

Die Schallempfindungen bilden bis jetzt dasjenige Empfindungsgebiet, für welches das Webersche Gesetz in weitestem Umfange bestätigt ist. Doch gilt dies nur für die Minimal- und die Abzählungsmethode, während bei den mittleren Abstufungen je nach dem Versuchsverfahren die Ergebnisse zwischen der geometrischen und der arithmetischen Teilung der zwischen den beiden Grenzreizen gelegenen Strecke schwanken. Einen Überblick über diese Resultate geben die folgenden, den Versuchen von Keller, Merkel und Angell entnommenen Tabellen. Die Versuche von Keller und Angell sind mit dem Fallphonometer, die von Merkel mit einem einfacheren Apparate und mittels Stahlkugeln, die auf eine harte Holzplatte fielen, ausgeführt. Die Schallstärke wurde durch Variierung sowohl des Gewichtes wie der Fallhöhe verändert; zugleich war das Verfahren ein wissentliches, und es wurde r_m mittels minimaler Abstufungen gefunden. Die Versuche Angells wurden mit dem obigen Fallphonometer, mit Elfenbeinkugeln gleichen Gewichts, die von

---

[1] Philos. Stud., Bd. 3, 1886, S. 264 ff.
[2] Zeitschrift für Biologie, Bd. 14, S. 303 ff. Wiedemanns Annalen, Bd. 18, S. 471. Vgl. hierzu meinen Aufsatz über Schallstärkenmessung ebend., S. 695 ff.
[3] Wiedemanns Annalen, Bd. 13, S. 222 ff.
[4] Philos. Stud., Bd 1, 1883, S. 543 ff.
[5] Philos. Stud., Bd. 3, 1886, S. 117 ff. Bd. 4, 1887, S. 251 ff.

I. Methode der Minimaländerungen (Keller)[1].

(Drei Beobachter A, B, C.)

	A					B				
r	40	45	50	55	60	40	45	50	55	60
r_o	45	50	56	62	67	45	49	59	60	65
r_u	37	39	45	48	54	36	40	45	49	52
a	1,12	1,11	1,12	1,13	1,12	1,12	1,09	1,18	1,09	1,08
b	1,08	1,15	1,11	1,15	1,11	1,11	1,12	1,11	1,12	1,15
$\Delta r_o : r$	1 : 8	1 : 9	1 : 8	1 : 8	1 : 9	1 : 8	1 : 11	1 : 5	1 : 11	1 : 12
$\Delta r_u : r$	1 : 13	1 : 8	1 : 10	1 : 8	1 : 10	1 : 10	1 : 9	1 : 9	1 : 9	1 : 8
$\Delta : r$	1 : 10	1 : 8	1 : 9	1 : 8	1 : 9	1 : 9	1 : 10	1 : 7	1 : 10	1 : 10

	C				
r	40	45	50	55	60
r_o	44	51	56	61	68
r_u	36	40	47	50	53
a	1,10	1,11	1,12	1,11	1,13
b	1,11	1,12	1,06	1,10	1,13
$\Delta r_o : r$	1 : 10	1 : 8	1 : 8	1 : 9	1 : 8
$\Delta r_u : r$	1 : 10	1 : 9	1 : 17	1 : 11	1 : 9
$\Delta : r$	1 : 10	1 : 8	1 : 11	1 : 10	1 : 8

II. Methode der mittleren Abstufungen.

A. (Merkel.)[2]

r_1	r_2	r_m	r_g	r_a	f_g	f_a
2,025	6,075	4,060	3,508	4,050	0,157	0,002
4,993	14,98	9,911	8,648	9,986	0,146	— 0,006
9,886	29,66	19,88	17,12	19,77	0,161	0,006
39,73	119,2	80,39	68,81	79,46	0,169	0,012
77,89	233,7	155,0	134,9	155,8	0,149	— 0,005
146,6	439,8	305,4	253,9	293,2	0,203	0,042
260,8	782,4	524,6	451,7	521,6	0,161	0,006
795,2	2386	1600	1377	1591	0,162	0,006
1234	3702	2461	2137	2468	0,152	— 0,003

[1] Psychol. Stud., Bd. 3, S. 73.
[2] Ebend. S. 519.

B. (ANGELL.)[1]

$r_1 : r_2$	r_g	r_a	r_m 1	r_m 2	f_g 1	f_g 2	f_a 1	f_a 2
10 : 40	20	25	19,62	20,49	— 0,0019	0,0024	— 0,215	— 0,18
20 : 60	34,6	40	35,00	35,75	0,011	0,033	— 0,120	— 0,106
15 : 60	30	37,5	28,60	32,33	— 0,046	0,077	— 0,237	— 0,138
20 : 80	40	50	41,61	43,71	0,040	0,092	— 0,167	— 0,125
20 : 100	44,7	60	43,77	51,11	— 0,020	0,143	— 0,103	— 0,149

verschiedener Höhe herabfielen, unter Anwendung des unwissentlichen Verfahrens und unregelmäßiger Variierung des mittleren Reizes angestellt. In I sind die Fundamentalwerte der Methode der Minimaländerungen angegeben (vgl. S. 591). In II bezeichnen r_1 und r_2 den oberen und unteren Grenzreiz, r_m die zwischen ihnen geschätzte Mitte, r_g und r_a das geometrische und arithmetische Mittel von r_1 und r_2, f_g und f_a die Differenzverhältnisse $\frac{r_m - r_g}{r_g}$ und $\frac{r_m - r_a}{r_a}$. Die Versuche *A* beziehen sich auf einen, *B* auf zwei Beobachter (1, 2).

Wie die Methode der Minimaländerungen (I), so ergaben die der drei- und der mehrfachen Fälle eine Bestätigung des WEBERschen Gesetzes[2]. Dagegen zeigen die Tabellen II sehr deutlich, daß bei der Schätzung größerer Empfindungsintervalle die Methode von wesentlichem Einfluß ist. Wie MERKEL, so fand auch ANGELL bei andern, regelmäßig in minimalen Abstufungen vorgenommenen Variationen des mittleren Reizes im allgemeinen eine größere Annäherung an die arithmetische als an die geometrische Mitte. Doch ergab sich zugleich, daß hierbei die Erwartung einen großen Einfluß auf das Resultat ausübte, indem Veränderungen der Ausgangspunkte und Stufengrößen des variabeln Reizes jedesmal die geschätzte Reizmitte veränderten, so daß sich diese gelegentlich der geometrischen mehr als der arithmetischen Mitte nähern konnte. Da aber dieses Resultat nur bei Versuchen, in denen eine Erwartungstäuschung mitwirkte, erhalten wurde, so liefert es keinen entscheidenden Beweis gegen das von MERKEL gewonnene Ergebnis.

c. Lichtempfindungen.

Daß unsere Auffassung der Lichtempfindungen nicht proportional der objektiven Lichtstärke, sondern langsamer zunimmt, ist aus zahlreichen Erfahrungen ersichtlich. Der Schatten, den ein dunkler Gegenstand im Mondlichte entwirft, verschwindet, wenn man eine hellleuchtende Lampe in die Nähe bringt; ein Schatten im Lampenlicht verschwindet hinwiederum, wenn die Sonne zu leuchten beginnt. Ähnlich verschwindet das Licht

[1] Philos. Stud., Bd. 7, 1892, S. 465.
[2] KÄMPFE, Philos. Stud., Bd. 8, 1893, S. 512 ff. und Taf. I. H. KELLER, Psychol. Stud., Bd. 3, S. 65 ff.

der Sterne im Tageslicht. In allen diesen Fällen sind die objektiven Helligkeitsunterschiede gleich groß: das Sonnenlicht fügt zu dem Lampenschatten und seiner helleren Umgebung, zu dem Sternenlicht und dem dunkeln Himmelsgrund gleiche absolute Helligkeitsmengen hinzu. Helligkeitsdifferenzen von konstant bleibender Größe werden also nicht mehr bemerkt, wenn die Lichtintensität zunimmt. Läßt man dagegen, statt bei gleich bleibender Helligkeitsdifferenz die absolute Lichtintensität zu steigern, zwei in Vergleich gezogene Helligkeiten immer im gleichen Verhältnis zu- oder abnehmen, so scheinen sich auch die Empfindungen um gleich merkliche Grade zu ändern. Betrachtet man z. B. Wolken von verschiedener Helligkeit oder eine Zeichnung mit Schattierungen zuerst mit freiem Auge und dann durch verdunkelnde graue Gläser, so sind in beiden Fällen feine Abstufungen der Helligkeit ungefähr mit gleicher Deutlichkeit sichtbar[1]. Das nämliche lehrt die Vergleichung der photometrisch ausgeführten Helligkeitsmessungen der Sterne mit dem subjektiven Lichteindruck, den die Sterne hervorbringen. Nach dem letzteren sind dieselben von den Astronomen in Größenklassen eingeteilt worden, da ein leuchtender Punkt um so größer erscheint, je heller er gesehen wird. Hierbei ergab sich, daß die scheinbaren Sterngrößen in arithmetischem Verhältnisse zunehmen, wenn ihre objektiven Helligkeiten in geometrischem wachsen, eine Beziehung, die offenbar dem WEBERschen Gesetze entspricht[2].

Direkt suchten BOUGUER und FECHNER die Unterschiedsschwelle für Helligkeiten zu bestimmen, indem sie sich der Schattenvergleichung bedienten. Eine weiße Tafel ab (Fig. 153) wird mit zwei Flammen L und L' von gleicher Lichtintensität erleuchtet und vor ihr ein Stab S aufgestellt, der zwei Schatten l und l' auf die Tafel wirft. Das eine Licht L' wird bei einer bestimmten Distanz des anderen L so weit entfernt, bis der entsprechende Schatten l' nicht mehr sichtbar ist. Ist s die Entfernung des näheren Lichtes L, s' diejenige des entfernteren L', so verhalten sich die Intensitäten J und J' der auf der Tafel anlangenden Lichtstrahlen umgekehrt wie die Quadrate der Entfernungen, also wie $s'^2 : s^2$. Ist z. B. L' 10mal so weit von der Tafel entfernt wie L, so ist $J' = {}^1/_{100}\,J$. Nun ist aber der Schatten l' nur von dem Lichte L, die Umgebung dagegen von beiden Lichtquellen erleuchtet: die Stelle l' hat also die Lichtintensität J, ihre nächste Umgebung die Intensität $J + J'$. Im Moment, wo der Schatten l' verschwindet, ist demnach der von L' herrührende Beleuchtungszuwachs J' unmerklich geworden. BOUGUER fand auf diese Weise, daß bei verschiedenen Lichtintensitäten der Schatten

[1] FECHNER, Abhandl. der kgl. sächs. Ges. der Wiss., Math.-phys. Kl., Bd. 4, 1859, S. 458.

[2] FECHNER, ebend. S. 492, und Elemente der Psychophysik, Bd. 1, S. 158.

verschwand, wenn sein Helligkeitsunterschied $^1/_{64}$ war. VOLKMANN fand als Mittelwert $^1/_{100}$[1]. In späteren genauer ausgeführten Versuchen ergab es sich, daß dieser Wert nicht ganz konstant blieb, sondern mit der Lichtstärke veränderlich war, so daß er z. B. in einer Versuchsreihe bei geringer Lichtstärke $^1/_{65{,}6}$, bei größerer $^1/_{195}$ betrug[2]. Doch waren diese bedeutenden Abweichungen hauptsächlich durch die rasche Zunahme der Schwellenwerte bei geringen Lichtstärken veranlaßt. Ähnliche Resultate erhielt MASSON mit rotierenden Scheiben (Fig. 154). Auf einer weißen Kreisfläche zieht man in der Richtung eines Radius einen unterbrochenen Strich von konstanter Breite. Wird nun die Scheibe durch ein Uhrwerk in sehr schnelle Rotation versetzt, so erscheinen graue Ringe, deren Unterschied von der Helligkeit des Grundes mit zunehmendem Radius abnimmt[3]. Man bestimmt dann den Punkt der Scheibe, wo die grauen

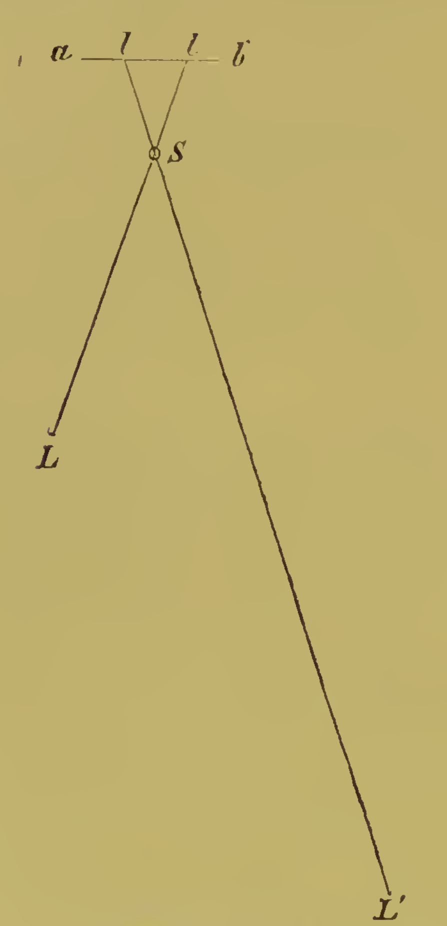
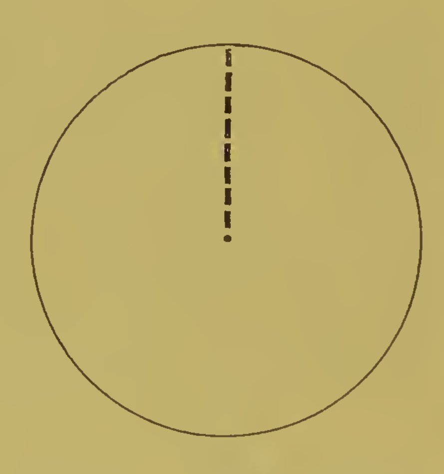


Fig. 153. Schattenversuche nach BOUGUER.


Fig. 154. MASSONsche Scheibe.

Ringe aufhören sichtbar zu sein, und erhält so die Unterschiedsempfindlichkeit bei der gegebenen Lichtstärke. Um zu untersuchen, ob dieselbe

[1] FECHNER, Psychophysik, Bd. 1, S. 148.

[2] VOLKMANN, Physiolog. Untersuchungen im Gebiete der Optik, Bd. 1, 1863, S. 56 f. AUBERT, Physiologie der Netzhaut, 1865, S. 58 f.

[3] Setzt man nämlich die Lichtstärke des weißen Grundes = 1, so ist, wenn d die Breite des schwarzen Strichs und s die durch photometrische Vergleichung mit dem weißen Grund bestimmte Helligkeit des verwendeten Schwarz bezeichnet, die Helligkeit h des grauen Ringes:

$$h = 1 - \frac{d(1-s)}{2\pi r}.$$

bei wechselnder Lichtstärke konstant bleibt oder sich ändert, betrachtet man die Scheibe bei verschiedener objektiver Beleuchtung. Bleibt die Unterschiedsempfindlichkeit unverändert, so müssen die grauen Ringe immer an der nämlichen Stelle des Radius verschwinden. Dies fand MASSON in der Tat annähernd bestätigt, und er schätzte hiernach die Unterschiedsschwelle ziemlich übereinstimmend mit VOLKMANNs Schattenversuchen auf $^1/_{100}$—$^1/_{120}$[1]. Dagegen erhielten HELMHOLTZ[2] und AUBERT[3] nach der gleichen Methode größere Differenzen der relativen Unterschiedsempfindlichkeit, so daß die Gültigkeit des WEBERschen Gesetzes überhaupt in Frage gestellt schien. Alle diese Versuche litten jedoch unter dem Übelstand, daß sie zumeist bei wechselnder Tagesbeleuchtung ausgeführt wurden, mit deren Veränderungen sich zugleich die Weite der Pupillen und, wie AUBERT selbst schon hervorhob, der Zustand der Netzhaut verändert, so daß die so gewonnenen Werte der Unterschiedsschwelle ebensowenig wie etwa die bei verschiedenen Ermüdungszuständen eines Sinnesorgans erhaltenen Ergebnisse vergleichbar sind. Um diese störenden Einflüsse möglichst fern zu halten, führte daher KRAEPELIN[4] die Versuche mit der MASSONschen Scheibe im Dunkelzimmer bei konstant bleibender Adaptation der Netzhaut aus, indem er die Scheiben durch eine konstant bleibende Lichtquelle erleuchtete und dann durch photometrisch bestimmte graue Gläser, durch die das Auge blickte, den Lichteindruck abschwächte[5]. Es ergab sich auf diese Weise innerhalb weiter Grenzen eine fast vollkommene Konstanz der Unterschiedsschwelle. Diese war bei einem Maximum künstlicher Beleuchtung (durch zwei Petroleumflammen in 25 cm Abstand erzeugt) = $^1/_{121,52}$, und sie blieb unverändert, wenn die Lichtintensität im Verhältnis von 1000 zu 300 abnahm; erst bei weiterer Abnahme fing sie langsam zu steigen an, so daß sie, als die Lichtstärke etwa auf 3,6 herabgesetzt war, $^1/_{100}$ erreichte. Zu denselben Ergebnissen gelangte O. SCHIRMER[6] bei Anwendung eines ähnlichen Verfahrens, sowie MERKEL[7], der zwei leuchtende Mattglasflächen im Dunkelzimmer unter Anwendung der Methode der Minimaländerungen verglich.

Auch bei den Lichtempfindungen führte nun die Schätzung größerer Reizintervalle nach der Methode der mittleren Abstufungen zu Ergebnissen, die mit denjenigen der Minimaländerungen nicht in Übereinstimmung

[1] MASSON, Ann. de chim. et de phys., 3. sér., t. 20, p. 129.
[2] HELMHOLTZ, Physiol. Optik, S. 315.
[3] AUBERT, Physiologie der Netzhaut, S. 70 f.
[4] KRAEPELIN, Philos. Stud., Bd. 2, 1885, S. 306, 651.
[5] Näheres über die Erscheinungen der Adaptation vgl. unten Kap. X, Nr. 4.
[6] O. SCHIRMER, Archiv für Ophthalmologie, Bd. 36, 4, S. 121 ff.
[7] MERKEL, Philos. Stud., Bd. 4, 1888, S. 566 ff.

stehen, dabei aber zugleich nach den besonderen Versuchsbedingungen nicht unbeträchtlich voneinander abweichen. Bei der Vergleichung simultaner Lichteindrücke näherte sich nämlich der durch Abstufung gefundene Reiz r_m, welcher zu zwei gegebenen Lichtstärken r_u und r_o die Empfindungsmitte bildete, mehr dem geometrischen Mittel, während er bei sukzessiven Eindrücken nahezu mit dem arithmetischen Mittel zusammenfiel. Dabei ist jedoch zu beachten, daß hier außerdem durch die je nach dem Verhältnis der verglichenen Helligkeiten in verschiedenem Grade einwirkenden Kontrasterscheinungen und Nachbildwirkungen eine wesentliche Komplikation der Versuche entsteht. Modifiziert nämlich der Kontrast unter allen Umständen die simultane Vergleichung, so wird sich bei der sukzessiven die Nachbildwirkung voraussichtlich besonders bei den höheren Lichtstärken geltend machen.

Eine absolute Bestimmung der Reizschwelle für die Lichtempfindungen ist deshalb kaum möglich, weil selbst in absoluter Finsternis schwache subjektive Erregungen stattfinden, die wahrscheinlich von dem Druck der flüssigen Augenmedien und der Muskelspannungen herrühren. Diese Erregungen hat man mit einem wenig passenden Namen als »Eigenlicht der Netzhaut« bezeichnet. Die Schwankungen derselben geben sich an den von PURKINJE[1] beschriebenen Lichtnebeln und Lichtfunken im dunkeln Gesichtsfeld zu erkennen. Immerhin kann eine Reizschwelle in dem Sinne auch hier bestimmt werden, daß man die geringste Lichtintensität mißt, die in absoluter Dunkelheit im Kontrast gegen dieses mehr oder weniger von schwachen subjektiven Erregungen erfüllte dunkle Gesichtsfeld empfunden wird. Nach einigen Beobachtungen beginnen Metalle, wie Eisen, Zinn, Platin, bei einer Temperatur von 335—370° C. im Dunkeln zu leuchten. AUBERT schätzte diese Lichtintensität, freilich sehr approximativ, zu $^1/_{300}$ der Lichtstärke eines weißen Papiers, von welchem das Licht des Vollmondes reflektiert wird[2]. LANGLEY suchte die Schwelle in Energiewerten zu bestimmen, indem er einen feinen Spalt während einer sehr kurzen Zeit erleuchtete und die zu einem eben merklichen Reiz erforderliche Energie der Lichtwellen berechnete. Er schätzte so dieselbe im äußersten Rot auf etwa $^1/_{1000}$ Erg, worauf sie im Grün bis auf $^1/_{100000}$ dieser Größe (also etwa auf $^1/_{100000000}$ Erg) stieg, um dann allmählich bis zum Violett wieder auf $^1/_{1600}$ des Wertes im Rot zu sinken[3]. Auf Grund analoger Bestimmungen schätzt M. WIEN das Verhältnis der Energieschwellen von Gesicht und Gehör annähernd auf 1 : 6. (Vgl. oben S. 649.) Diese Bestimmungen sind übrigens mit denen AUBERTs schon

[1] Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne, Bd. 1, 1829, S. 78 f.
[2] AUBERT, Grundzüge der physiologischen Optik, 1876, S. 485.
[3] LANGLEY, Phil. Mag. (5) vol. 27, 1889, p. 1.

deshalb nicht vergleichbar, weil sich diese auf einen dauernden, jene auf einen annähernd momentanen Reiz beziehen. Gerade in ihrer Reaktion auf momentane Reize ist aber die Netzhaut allen künstlichen photochemischen Vorrichtungen weit überlegen: sie übertrifft hier unsere empfindlichsten photographischen Platten mindestens um das hundertfache, während freilich die Empfindlichkeit dieser durch die Verlängerung der Expositionszeit beliebig gesteigert werden kann, was beim Auge nicht der Fall ist, dessen Empfindlichkeit im Gegenteil durch die Verlängerung der Reizdauer abnimmt. In den verschiedenen Regionen der Netzhaut ist übrigens die Reizschwelle nicht ganz konstant, sondern für die Seitenteile erheblich kleiner als für das Zentrum, da ein leuchtender Punkt im indirekten Sehen heller erscheint als im direkten, obgleich infolge der schrägen Richtung des einfallenden Strahlenkegels die objektive Lichtstärke eine geringere sein muß[1]. Ferner ist sie von der Größe der beleuchteten Fläche abhängig, und sie steigt plötzlich rasch an, wenn diese Größe unter eine bestimmte minimale Grenze sinkt. Letztere entspricht nach CHARPENTIER bei ruhenden Objekten für alle Teile der Netzhaut einem linearen Bild von 0,17 mm oder einer Objektgröße von 2 mm Durchmesser in 20 cm Entfernung. Unter dieser Grenze muß die Beleuchtungsstärke in gleichem Verhältnisse wachsen, als die beleuchtende Oberfläche abnimmt, wenn das Objekt sichtbar bleiben soll[2]. Diesen Veränderungen der Reizschwelle entsprechen zugleich solche der relativen Unterschiedsempfindlichkeit, indem sich diese nach MÜLLER-LYER mit der Verkleinerung der Ausdehnung der Reize ebenfalls vermindert[3].

Zur Untersuchung der psychophysischen Verhältnisse des Gesichtssinnes können im allgemeinen die verschiedenen Formen von Photometern, die zur Vergleichung objektiver Lichtstärken dienen, Verwendung finden: so das in Fig. 153 skizzierte Schattenphotometer oder auch photometrische Vorrichtungen, bei denen die durch matte Flächen hindurchscheinenden Lichtquellen, analog wie bei dem BUNSENschen Photometer, direkt verglichen werden. Einer Vorrichtung letzterer Art mit sukzessiver Vergleichung der Lichtstärken bediente sich MERKEL. Dadurch sind die störenden Wirkungen des Kontrastes ausgeschlossen. Doch müssen, um Nachbildwirkungen zu vermeiden, Pausen zwischen den Beobachtungen eintreten, welche die Vergleichung erschweren[4]. Wenig empfehlenswert sind trotz ihrer Vorzüge für rein photometrische Zwecke in diesem Falle die Polarisationsphotometer, da wegen des für die Beziehung zwischen der Drehung des Nikols und der Intensitätsänderung gültigen Tangentengesetzes die Messungsfehler in den verschiedenen Teilen der Skala

[1] KIRSCHMANN, Philos. Stud., Bd. 5, 1889, S. 447 ff. Vgl. a. A. E. FICK, PFLÜGERS Archiv, Bd. 43, 1888, S. 441.

[2] CHARPENTIER, Compt. rend., t. 95, p. 96, 148. t. 96, p. 858, 1079.

[3] MÜLLER-LYER, Archiv für Physiologie, 1889, Suppl., S. 117 ff.

[4] MERKEL, Philos. Stud., Bd. 4, 1888, S. 553 ff.

außerordentlich wechseln, so daß in den Grenzfällen die Fehler der Einstellung des Instrumentes die Größe der zu messenden Unterschiedsschwelle übersteigen. In mancher Beziehung den photometrischen Vorrichtungen überlegen sind die rotierenden Scheiben, von denen die MASSONsche (Fig. 154) eine einfache Form ist. Statt ihrer können auch Scheiben, auf denen schwarze und weiße Sektoren von verschiedener Breite angebracht sind, verwendet werden. Versuche dieser Art sind zuerst von DELBOEUF nach der Methode der mittleren Abstufungen ausgeführt worden[1]. Sein Verfahren bestand darin, daß er auf einer weißen Scheibe verstellbare schwarze Sektoren von veränderlicher Breite anbrachte und die Scheibe in Rotation versetzte (Fig. 155). Die Breite der Sektoren wurde so abgestuft, daß bei der Rotation graue Ringe entstanden, von denen je ein mittlerer zu dem innern und äußern, die ihm benachbart waren, gleich stark kontrastierte. Bezeichnet man die Breite dreier Sektoren in der Reihenfolge von außen nach innen mit δ, δ' und δ'', so würde das WEBERsche Gesetz verlangen, daß überall $\frac{\delta}{\delta'} = \frac{\delta'}{\delta''}$ genommen werden muß. Die auf die angegebene Weise ausgeführten Beobachtungen leiden jedoch, wie ALFR. LEHMANN zeigte, so sehr unter dem Einfluß des Kontrastes, durch den die Helligkeitsunterschiede benachbarter grauer Ringe vergrößert erscheinen, namentlich des Randkontrastes, daß genauere Bestimmungen hierdurch unmöglich werden. Zweckmäßiger bedient man sich daher des in Fig. 156 dargestellten Rotationsapparates. Auf einem Tisch T befindet sich eine Rinne, in welcher das Triebrad R und die drei Scheiben S_1, S_2, S_3 von je 60 cm Durchmesser mittels der zu ihnen gehörigen Stative beliebig verschoben und festgeschraubt werden können. Von dem Triebrad aus laufen über die Rollen, an denen die Scheiben befestigt sind, Schnüre, so daß beim Drehen der Kurbel R die drei Scheiben in rasche Rotation geraten. Neben einem solchen großen Rotationsapparat zur Herstellung größerer Flächen von verschiedener Helligkeit wendet man dann noch eine größere Anzahl kleinerer mit je einer Scheibe von 10—20 cm Durchmesser an, die vor diesen Flächen aufgestellt werden können, und deren jeder durch ein Federuhrwerk in Rotation versetzt wird. Um die Helligkeitsverhältnisse der rotierenden Scheibe aus dem Verhältnis der Sektorenbreiten bestimmen zu können, ist eine genaue Ermittelung des Lichtverhältnisses des verwendeten Weiß zu dem schwarzen Pigment, das zur Herstellung der schwarzen Sektoren dient, erforderlich. Zu diesem Zweck müssen die Lichtintensitäten mit einem möglichst minimalen Schwarz von konstanter Helligkeit verglichen werden, indem man bestimmt, wieviel von dem verwendeten Weiß zu jenem annähernd absoluten Schwarz hinzugefügt werden muß, um das Schwarz des benutzten Pigmentes zu erhalten. Zu solchen Bestimmungen bedient man sich eines auf seiner Innen-



Fig. 155. DELBOEUFs rotierende Scheibe mit abgestuften grauen Ringen.

[1] DELBOEUF, Étude psychophysique, 1873, p. 50.

fläche mit dunkelstem, schwarzem Samt gefütterten Kastens, der gegen das beobachtende Auge hin eine mittels einer Schiebevorrichtung beliebig variierbare rechteckige Öffnung besitzt. Vor dieser Öffnung stellt man einen kleinen Rotationsapparat auf, dessen Scheibe an der der Öffnung entsprechenden Stelle einen Ausschnitt von der Winkelgröße a besitzt, der nach innen von

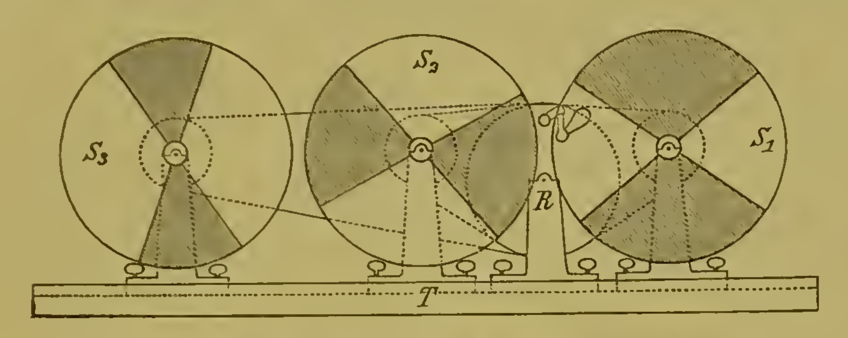


Fig. 156. Rotationsapparat mit drei großen Scheiben.

einem aus dem benutzten schwarzen Pigment hergestellten Sektor begrenzt wird. Wird nun dem letzteren diejenige Winkelgröße b gegeben, bei welcher die bei der Rotation entstehenden aneinanderstoßenden Ringe genau das gleiche Grau darbieten, so ist, wenn man die Helligkeit des schwarzen Pigmentes $= 1$, die des Weiß der Scheibe $= x$ setzt, und wenn man annimmt, daß die aus dem dunkeln Raum ausgestrahlte Lichtmenge verschwindend klein sei, $(360 - a)\, x = b + (360 - b)\, x$ oder $x = \frac{b}{b - a}$[1].

Zur Variierung der Helligkeit von Lichtquellen oder hellen Flächen, deren Vergleichung zur Untersuchung der Unterschiedsempfindlichkeit dient, benützt man am zweckmäßigsten den zuerst von Aubert[2] angewandten Episkotister, den die Fig. 157 in einer modifizierten Form veranschaulicht. Derselbe besteht aus einem geteilten Kreis, der durch zwei feste Sektoren aus dünnem Schwarzblech mit einer kleinen zur Befestigung am Rotationsapparat dienenden mittleren Scheibe zusammenhängt. Eine Anzahl weiterer beweglicher schwarzer Sektoren, die übereinander geschoben werden können, macht es möglich, den schwarzen Teil der Scheibe eventuell bei geringer Winkelgröße des festen Sektors von 10^0 bis 360^0 zu variieren. Durch die zwischen den schwarzen Sektoren bleibenden Öffnungen dringt das Licht der in angemessener Entfernung hinter dem Episkotister aufgestellten Lichtquelle oder leuchtenden Fläche, das sich bei rascher Rotation der Scheibe mit dem Schwarz der Sek-



Fig. 157. Episkotister.

[1] Kirschmann, Philos. Stud., Bd. 5, 1889, S. 292 ff.
[2] Physiologie der Netzhaut, S. 33 f.

toren zu einem gleichmäßigen Eindruck mischt. Eine wertvolle Hilfsvorrichtung für die Anwendung des Episkotisters und der rotierenden Scheiben überhaupt bildet ferner MARBES Rotationsapparat, mit während der Rotation verstellbaren Sektoren (Fig. 158). Derselbe besteht im wesentlichen darin, daß an der Peripherie der mittels Schnurlaufs durch einen Elektromotor oder durch Handbetrieb zu drehenden durchbrochenen Metallscheibe eine Darmsaite befestigt ist, durch deren Spannung ein Sektor der Scheibe festgehalten wird, während bei nachlassender Spannung dieser Sektor entweder vor einem andern Sektor zurückweicht oder (bei der Verwendung der Scheibe als Episkotister) eine Öffnung der Scheibe frei läßt. Indem nun mittels der Bewegung des kleinen Schlittens *t*, die direkt oder durch Drehung des Handgriffs *z* bewirkt wird, die Spannung der Darmsaite stetig verändert werden kann, lassen sich die entsprechenden Sektorenbreiten oder Episkotisterausschnitte beliebig während der Rotation der Scheibe verändern[1]. Die Versuche mit dem Episkotister

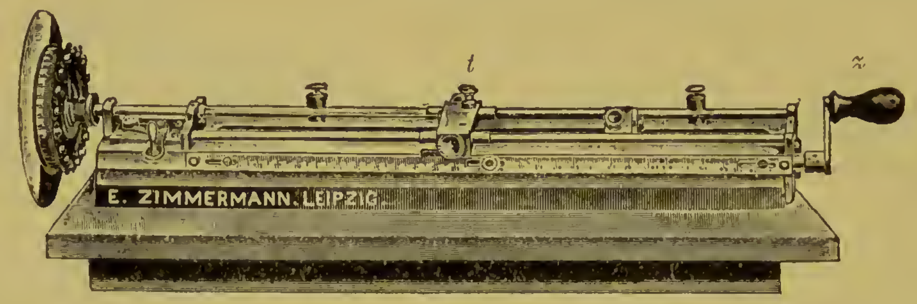


Fig. 158. MARBES Rotationsapparat mit während der Rotation verstellbaren Sektoren.

werden am besten im Dunkelzimmer angestellt, d. h. in einem überall schwarz angestrichenen, nur mit schwarzen Geräten ausgestatteten Raum ohne Fensteröffnungen. Als Lichtquellen benutzt man, da es leider noch an exakten physikalischen Hilfsmitteln zur Erzeugung von Lichtstärken nach absolutem Maß fehlt (die sogenannten Normalkerzen sind ganz inkonstant), zweckmäßig Petroleumlampen mit stets gleich bleibender Flamme (Rundbrenner) und sehr großem Flüssigkeitsbehälter, in welchem das Niveau annähernd konstant erhalten wird.

Die Untersuchung der Unterschiedsempfindlichkeit für die Intensität farbiger Lichteindrücke kann, wenn man Pigmente anwendet, ebenfalls mit dem Farbenkreisel ausgeführt werden, wobei man entweder glanzlose farbige Papiere in auffallendem Lichte oder nach dem Vorgang von KIRSCHMANN farbige Gelatineplatten im durchfallenden Lichte an episkotisterähnlichen Scheiben verwendet. Die letzteren haben den Vorteil, daß durch geeignete Kombination verschiedenfarbiger Platten Farben hergestellt werden können, die fast vollkommen den einfachen Spektralfarben gleichkommen[2]. Durch Mischung

---

[1] K. MARBE, Physiol. Centralblatt, 1894, S. 811. Ein ähnlicher, aber wesentlich komplizierterer Apparat ist von LUMMER und BRODHUN konstruiert worden (Zeischrift für Instrumentalkunde, Bd. 16, 1896, S. 305).

[2] KIRSCHMANN, Philos. Stud., Bd. 6, 1891, S. 543. Nur das Gelb ist mittels der Gelatineplatten nicht hinreichend spektroskopisch rein zu gewinnen. Man bedient sich zur Herstellung dieser Farbe am besten nach LANDOLTS Vorschlag zweier hintereinander

solcher Farbensektoren mit Schwarz und Weiß bei der Rotation lassen sich die Helligkeitsgrade und Sättigungen der Farben abstufen. Zur Untersuchung der Helligkeitsempfindung der Spektralfarben benutzt man im wesentlichen die nämlichen Vorrichtungen, die zur Untersuchung der qualitativen Verhältnisse der Farbenempfindung dienen. (Vgl. über diese Kap. X, 4.)

Die älteren Versuche über die Unterschiedsempfindlichkeit für Lichtstärken leiden durchweg unter dem Übelstande, daß sie teils mit unzulänglichen Methoden, teils ohne Rücksicht auf Kontrast, Adaptation der Netzhaut usw. ausgeführt worden sind. Den großen Einfluß der Adaptation auf die Unterschiedsempfindlichkeit hat schon Aubert nachgewiesen. Er fand z. B., daß bei kurzem Aufenthalt im Dunkeln bei einer minimalen Lichtstärke die Unterschiedsschwelle nur $^1/_4$ betrug, nach einiger Zeit aber auf $^1/_{25}$ sich erhoben hatte[1]. Wenn nun auch bei den gewöhnlichen Versuchen über Unterschiedsempfindlichkeit diese Adaptationseinflüsse bei weitem nicht so groß sind, so sind sie doch jedenfalls groß genug, um eine sichere Bestimmung der Unterschiedsschwelle und namentlich der Beantwortung der Frage nach der Konstanz derselben unmöglich zu machen. Ganz lassen sie sich natürlich nicht eliminieren, da schon die zu vergleichenden Lichteindrücke selbst solche Einflüsse ausüben. Immerhin können sie durch die Beseitigung aller sonstigen Lichteinwirkungen und durch die möglichste Konstanz der Helligkeit sehr vermindert werden. Bei Festhaltung dieser Bedingungen ergibt sich nun unzweifelhaft, daß das Webersche Gesetz um so vollständiger zutrifft, eine je vollkommenere Adaptation bei jeder Lichtstärke eingetreten ist. Infolgedessen hat nun aber Hering wiederum die Vermutung ausgesprochen, das Webersche Gesetz selbst sei ein Ausdruck der stattfindenden Adaptation, und zwar möglicherweise sowohl der Adaptation der Pupille wie des nervösen Apparates[2]. Bezüglich des ersten Punktes zeigte Kraepelin, daß das Webersche Gesetz innerhalb der nämlichen Grenzen seine Gültigkeit bewahrt, wenn durch Atropinisierung des Auges die Adaptation der Pupille aufgehoben ist[3]. Natürlich läßt sich die Netzhautadaptation nicht in der gleichen Weise eliminieren, und um die Versuche möglichst konstanten Bedingungen zu unterwerfen, bleibt nur übrig, sie stets bei vollkommener Adaptation auszuführen. Nun hat jedoch O. Schirmer[4] das Webersche Gesetz gerade auf die vollständige Netzhautadaptation zurückzuführen gesucht. Wenn das Auge zuerst für eine objektive Helligkeit h, dann für eine solche $2h$ adaptiert sei, so werde ihm jetzt die letztere gleich hell mit der ersteren erscheinen, und demzufolge dem von h eben merklich verschiedenen Reize xh hier ein von $2h$ eben merklich verschiedener Reiz $2xh$ entsprechen. Gegen diese Betrachtungsweise ist aber einzuwenden, daß auch bei der vollkommensten Adaptation niemals zwei Helligkeiten h und $2h$ einander gleich erscheinen, abgesehen davon, daß die Bewährung des Weberschen Gesetzes auf andern Sinnesgebieten, wie auf dem

---

in das Licht eingeschalteter Glaströge, deren einer mit Kaliumdichromat, der andere mit einer Mischung von Uranylsulfat (MSO_6) und Uransulfat (MS_2O_8) gefüllt ist (W. Hellpach, Philos. Stud., Bd. 15, 1899, S. 530). Solche »Strahlenfilter« lassen sich bei geeigneter Konstruktion der Apparate eventuell auch als Sektoren rotierender Scheiben verwenden.

[1] Aubert, Physiologie der Netzhaut, S. 67 ff.

[2] Hering, Wiener Sitzungsber., 3. Abt., Bd. 72, 1875, S. 310.

[3] Kraepelin, Philos. Stud., Bd. 2, 1885, S. 652 ff.

[4] Archiv für Ophthalmologie, Bd. 36, 4, 1890, S. 147 ff.

des Schalls, einer solchen singulären Interpretation im Wege steht. Übrigens ist zu bemerken, daß Schirmer seine Versuche an Massonschen Scheiben großenteils bei verschiedener Tagesbeleuchtung, nicht wie Kraepelin bei künstlichem Licht und im Dunkelzimmer ausführte. Teils hieraus, teils aus sonstigen Abweichungen der Methode mag es sich erklären, daß die von Schirmer erhaltene Unterschiedsschwelle $\left(\frac{1}{217}\right)$ erheblich kleiner ist als die von andern Beobachtern gefundene.

Für die Methode der mittleren Abstufungen gelten selbstverständlich bezüglich der Adaptation die nämlichen Gesichtspunkte. Außerdem kommt aber hier noch der Einfluß des Kontrastes zur Geltung, und zwar können zwei Eindrücke von verschiedener Helligkeit nicht nur durch den Kontrast, den sie aufeinander ausüben, sondern auch durch den Kontrast gegen ihre sonstige Umgebung in ihrer scheinbaren Helligkeit verändert werden. Von diesen beiden Kontrasteinflüssen ist der erste bei der Vergleichung gleichzeitig gegebener Helligkeiten natürlich uneliminierbar; wendet man, wie Merkel, sukzessive Versuche an, so kann er allerdings beträchtlich vermindert werden, dafür machen sich dann aber Gedächtniseinflüsse und bei kürzeren Pausen möglicherweise Nachbildwirkungen geltend. Der Kontrast der Objekte mit der sonstigen Umgebung kann bei simultanen Vergleichen ebenfalls kaum ganz beseitigt, aber immerhin durch die Herstellung eines den Objekten selbst annähernd gleichen Hintergrundes zu jedem derselben sehr vermindert werden. Besonders ist dabei der bei naher Berührung der Objekte eintretende Randkontrast nur zu vermeiden, wenn man die Reizobjekte in zureichende Distanz voneinander bringt, das wiederum die Vergleichung erschwert[1].

Der Methode der mittleren Abstufungen lassen sich auch die oben erwähnten astronomischen Bestimmungen der scheinbaren Sterngrößen zurechnen[2]. Sie bieten zugleich einen Fall dar, in welchem diese Methode zu einer Bestätigung des Weberschen Gesetzes geführt hat, noch bevor dasselbe in seiner allgemeinen Form aufgestellt war. Da aber hierbei der Intensitätsunterschied zweier aufeinanderfolgender Klassen ein verhältnismäßig kleiner ist, so daß er die mittels der Minimaländerungen gefundene Unterschiedsschwelle nicht beträchtlich übersteigen dürfte, so läßt dies noch keinen Schluß auf die Abstufung größerer Empfindungsintervalle zu. Über ein weiteres Gebiet von Abstufungen, bei denen zugleich der Kontrast und soweit wie möglich die Adaptationseinflüsse eleminiert waren, erstreckten sich die Versuche von Neiglick. Drei rotierende Scheiben *d*, *v*, *h* wurden, wie es Fig. 159 im

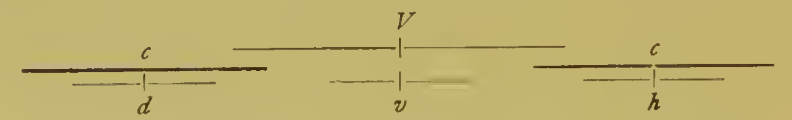


Fig. 159. Anordnung für Vergleichung dreier Helligkeiten.

Grundriß zeigt, nebeneinander aufgestellt. Die beiden äußeren Scheiben *d* und *h* blieben in jedem Versuch konstant, und beide waren um einen erheb-

[1] Über Kontrast überhaupt und Randkontrast insbesondere vgl. unten Kap. X, 4.
[2] Fechner, Philos. Stud., Bd. 4, 1888, S. 181.

lich übermerklichen Unterschied voneinander entfernt. Die mittlere v wurde dann so variiert, daß man sie durch stetige Abstufung genau auf die Empfindungsmitte zwischen d und h einstellte. Außerdem rotierten d und h jede vor einem Hintergrund c, dessen Helligkeit derjenigen der vor ihm stehenden Scheibe gleich, v aber vor einem solchen, der durch eine größere rotierende Scheibe hergestellt war, und dessen Helligkeit fortwährend entsprechend v verändert wurde[1].

Die folgende Zusammenstellung gibt einige Beispiele der nach diesen verschiedenen Methoden gewonnenen Ergebnisse. In I ist die stärkste der angewandten Lichtintensitäten i, bei welcher die MASSONsche Scheibe ohne verdunkelnde Gläser gesehen wurde, $= 1000$ gesetzt; in II und III bezeichnen i_1 und i_2 die beiden Grenzreize, i_m den als den mittleren geschätzten Reiz; i_g, i_a, f_g und f_a haben analoge Bedeutung wie auf S. 656.

I. Methode der Minimaländerungen, MASSONsche Scheiben (KRAEPELIN)[2].

	i	1000	706,56	593,78	388,44	386,44	305,58	96,22	78,48	9,61
$\frac{\Delta i}{i}$	rechts	$\frac{1}{121,5}$	$\frac{1}{121,5}$	$\frac{1}{121,5}$	$\frac{1}{121,5}$	$\frac{1}{121,5}$	$\frac{1}{120,9}$	$\frac{1}{117,6}$	$\frac{1}{117,4}$	$\frac{1}{109,1}$
	links	$\frac{1}{107,8}$	$\frac{1}{107,8}$	$\frac{1}{107,8}$	$\frac{1}{107,8}$	$\frac{1}{107,8}$	$\frac{1}{108,7}$	$\frac{1}{98,4}$	$\frac{1}{98,3}$	$\frac{1}{62}$

II. Methode der mittleren Abstufungen, simultane Reize (NEIGLICK)[3].

$i_1 =$													
1,00	3,97	4,53	5,93	6,39	8,44	15,14	21,84	34,5	42,31	44,99	54,22	65,02	68
6,24	11,33	11,70	12,91	13,36	15,55	20,91	24,54	30,23	34,59	36,68	40,79	43,66	43,62
5,27	10,46	11,22	12,91	13,32	15,32	20,51	24,64	30,96	34,29	35,30	38,82	42,50	43,47
14,4	15,9	16,1	16,8	17,0	18,1	21,4	24,8	31,1	35,0	36,3	41,0	46,4	47,9
+0,185	+0,083	+0,043	±0,000	+0,003	+0,015	+0,019	−0,004	−0,023	+0,009	+0,039	+0,050	+0,027	+0,003
−0,566	−0,287	−0,272	−0,231	−0,214	−0,141	−0,023	−0,015	−0,028	−0,012	−0,015	−0,005	−0,059	−0,089

[1] ALFR. LEHMANN, Philos. Stud., Bd. 3, 1886, S. 499. NEIGLICK, ebend. Bd. 4. 1888, S. 32.

[2] KRAEPELIN, Philos. Stud., Bd. 2, 1885, S. 311.

[3] NEIGLICK, ebend., Bd. 4, 1888, S. 63, Tab. VI.

III. Methode der mittleren Abstufungen, sukzessive Reize (MERKEL)[1].

$i_2 = 0{,}5$	$i_1 =$ 1536	384	96	32	8	2
i_m	149,9	68,5	24,8	10,44	3,56	1,17
i_g	27,7	13,85	6,92	4	2	1
i_a	768,25	192,95	48,25	16,25	4,25	1,25
f_g	+ 6,36	+ 3,96	+ 2,58	+ 1,61	+ 0,78	+ 0,17
f_a	— 0,75	— 0,64	— 0,49	— 0,36	— 0,16	— 0,06

Man ersieht hieraus, daß die Methode der Minimaländerungen innerhalb ziemlich weiter Grenzen eine vollkommene Übereinstimmung mit dem WEBERschen Gesetze ergibt; nur bei den kleinsten Lichtintensitäten zeigt sich eine untere Abweichung. Die Methode der mittleren Abstufungen dagegen ergibt bei simultaner Vergleichung nur innerhalb enger Grenzen ein annäherndes Zusammenfallen des geschätzten mittleren Reizes i_m mit dem geometrischen Mittel i_g (II); bei sukzessiver Vergleichung und bei größeren Reizintervallen liegt i_m zwischen i_g und i_a, nähert sich aber viel mehr dem letzteren (III). Sehr viel größere Schwankungen der Unterschiedsempfindlichkeit, als sie in den obigen Versuchen beobachtet wurden, erhielten A. KÖNIG und BRODHUN mittels des Polarisationsphotometers nach der Methode der eben merklichen Unterschiede[2]. $\frac{\Delta i}{i}$ betrug (an K.s normalem Auge) in seinen kleinsten Werten bei mäßigen Lichtreizen (50000—1000 der gewählten Einheit) etwa $^1/_{60}$, und erhob sich bei der größten Intensität (1 Million) auf $^1/_{28}$, bei der niedersten (0,02) auf $^2/_3$. Unzweifelhaft sind diese Abweichungen zum Teil auf die zu solchen Versuchen ungeeignete Beschaffenheit des Instrumentes zurückzuführen (siehe oben S. 661 f.). Beträchtlich größere Unterschiedsschwellen als die oben angeführten erhielt ferner W. STERN, wenn er nur einen Reiz benutzte und diesen entweder plötzlich oder allmählich veränderte. Bei plötzlicher Änderung stieg dann die Schwelle auf $^1/_{30}$, bei langsamer sogar auf $^1/_{10}$, während sich im übrigen selbst hier das WEBERsche Gesetz annähernd bestätigt fand[3]. Da übrigens gerade beim Gesichtssinn neben den Erinnerungs- auch die Adaptationseinflüsse störend einwirken, so ist dieses Sinnesgebiet wohl am wenigsten geeignet, um die Einflüsse, welche die Änderungsgeschwindigkeit auf solche Vergleichungen ausübt, zu untersuchen.

Die Versuche einer Bestimmung der Reizschwelle für farbloses Licht werden sämtlich dadurch unsicher, daß das sogenannte Eigenlicht der Netzhaut offenbar erhebliche Schwankungen darbietet. Außerdem ist bei diesen Bestimmungen meist auf den Einfluß der Bildgröße keine Rücksicht genommen worden. Das von CHARPENTIER nachgewiesene Wechselverhältnis von Bildgröße und Lichtstärke, wonach die letztere, um über der Reizschwelle zu bleiben, in

[1] Philos. Stud., Bd. 4, S. 568, Tab. XIII.
[2] KÖNIG und BRODHUN, Sitzungsber. der Berliner Akademie, 26. Juli 1888.
[3] W. STERN. Zeitschrift für Psychologie, Bd. 7, 1894, S. 249, 395. Psychologie der Veränderungsauffassung. 1898, S. 178.

gleichem Verhältnisse wachsen muß, wie die beleuchtete Oberfläche abnimmt, hängt übrigens wahrscheinlich mit der Irradiation heller Objekte auf dunklem Grunde zusammen. Die Irradiation, die auf den das Bild eines weißen Objektes umgebenden Zerstreuungskreisen beruht und in gewissem Grade auch im normal akkommodierten Auge vorkommt, bewirkt nämlich eine Vergrößerung des Bildes, indem derjenige Teil des Zerstreuungskreises, dessen Lichtstärke von der des eigentlichen Bildes nicht unterschieden werden kann, zu dem Bilde hinzugefügt wird. Die so bewirkte Vergrößerung ist, wie ALFR. LEHMANN in AUBERTS sowie in eigenen Versuchen bestätigt fand, so lange unabhängig von dem Gesichtswinkel, als das Verhältnis $\frac{a}{i}$ zwischen den Helligkeiten a und i des Grundes und des Objektes konstant bleibt, wogegen die Irradiationszunahme wächst, wenn $\frac{a}{i}$ abnimmt, sei es daß a ab- oder i zunimmt. Wenn nun Objekte unter einem so kleinen Gesichtswinkel gesehen werden, daß der Durchmesser des Zerstreuungskreises größer ist als das ideelle Netzhautbild, so wächst, so lange $\frac{a}{i}$ konstant ist, die Irradiationszunahme dergestalt mit abnehmendem Gesichtswinkel, daß auch die scheinbare Größe des Objektes konstant bleibt. Innerhalb dieser Grenzen werden also Abnahme des Gesichtswinkels und Abnahme der Helligkeit des Objektes in ihren Wirkungen einander äquivalent sein, indem durch beide lediglich die Helligkeit des Bildes vermindert wird; jede Abnahme des Gesichtswinkels wird demgemäß durch eine proportionale Zunahme der Lichtstärke kompensiert werden können und umgekehrt[1].

Die Unterschiedsempfindlichkeit der Lichtstärke einfarbiger Strahlen bestimmten A. KÖNIG und BRODHUN ebenfalls mittels des Polarisationsphotometers. Auch diese Versuche sind daher wegen der zu Schwellenbestimmungen nicht geeigneten Beschaffenheit des Apparates unsicher (s. oben S. 661 f.). Doch mögen hier, da andere Versuche bis jetzt nicht vorliegen, die Hauptergebnisse angeführt werden. Für eine mittlere Lichtstärke i (500 der gewählten Einheit) ergaben sich für KÖNIGS Auge bei 6 verschiedenen Wellenlängen die folgenden Werte der relativen Unterschiedsschwelle $\frac{\Delta i}{i}$, denen zugleich die mit dem nämlichen Apparat bestimmten absoluten Reizschwellen S beigefügt sind.

Wellenlänge in Millionteilen eines mm	670 (Rot)	605 (Orange)	575 (Gelb)	505 (Grün)	470 (Blau)	430 (Indigoblau)
$\frac{\Delta i}{i}$	$\frac{1}{48,5}$	$\frac{1}{45,7}$	$\frac{1}{48,8}$	$\frac{1}{50,8}$	$\frac{1}{53,5}$	$\frac{1}{45,9}$
S	0,060	0,0056	0,0029	0,00017	0,00012	0,00012

Hiernach zeigt die Unterschiedsschwelle bei den verschiedenen Farben keine erheblichen Abweichungen.

[1] ALFR. LEHMANN, PFLÜGERS Archiv, Bd. 36, 1885, S. 580.

Bei den oben angeführten Bestimmungen der Reizschwelle für einfarbiges Licht ist zu beachten, daß alle Farben bei sehr geringer Helligkeit farblos erscheinen. Der Intensitätszuwachs, welcher zu der die Helligkeitsempfindung erzeugenden Lichtstärke hinzutreten muß, um die Farbenempfindung auszulösen, ist aber, im Gegensatze zu dem Verhalten der Reizschwelle überhaupt, für die weniger brechbaren Farben ein weit geringerer als für die brechbareren. Während nach CHARPENTIER bei Rot die Farbenschwelle etwa nur doppelt so groß als die Helligkeitsschwelle ist, erreicht sie im Violett die 160fache Größe derselben. Ebenso verhalten sich die zur Farben- und zur Helligkeitsunterscheidung von Punkten erforderlichen Lichtstärken. Dagegen ist das Verhältnis zwischen der Lichtmenge, die die Erkennung einer Farbe, und derjenigen, die die Unterscheidung eines mit derselben Farbe beleuchteten Punktes gestattet, annähernd konstant und zwar ist die letztere etwa viermal so groß als die erste[1]. Diese Verhältnisse hängen übrigens mit Eigenschaften der Qualität der Lichtempfindungen zusammen, auf die erst im folgenden Kapitel (X, 4) bei der Erörterung der »Adaptationserscheinungen« näher eingegangen werden kann.

d. Druck- und Spannungsempfindungen.

Die hierher gehörigen Versuche von E. H. WEBER haben die erste Unterlage des von ihm aufgestellten Gesetzes gebildet. WEBERS eigene nach der Methode der eben merklichen Unterschiede ausgeführten Beobachtungen sind freilich wenig zahlreich und stehen nur teilweise mit seinem Gesetz in Übereinstimmung[2]. Die Empfindlichkeit für Druckunterschiede bestimmte er teils durch gleichzeitige Belastung beider Hände mit verschiedenen Gewichten, teils indem diese sukzessiv auf eine und dieselbe Hand aufgesetzt wurden. Im ersten Fall betrug der relative Unterschied durchschnittlich $^1/_3$, im zweiten nur $^1/_{14}$—$^1/_{30}$. Auch zeigte es sich, daß fast alle Personen geneigt waren, zwei gleiche Gewichte mit beiden Händen verschieden zu schätzen, wobei die meisten das links liegende für das größere hielten. Diese Versuche WEBERS und anderer früherer Beobachter leiden jedoch sämtlich unter dem Übelstande, daß bei freiem Aufsetzen der Gewichte auf die Haut eine Fallbewegung von veränderlicher Größe eintritt, durch welche die Art der Reizeinwirkung von Versuch zu Versuch in unberechenbarer Weise modifiziert wird. Bei der Vergleichung verschiedener Hautregionen, wie z. B. der rechten und linken Hand, kommen aber anderweitige physiologische und psychologische Momente, wie verschiedene Beschaffenheit der Hautstellen, Übung u. dgl., so sehr in Rücksicht, daß solche Versuche zur Nachweisung

---

[1] AUBERT, Physiologie der Netzhaut, S. 124 ff. CHODIN, Über die Abhängigkeit der Farbenempfindungen von der Lichtstärke, 1877. CHARPENTIER, Compt. rend. t. 96, p. 858. 1079. Arch. d'Ophth. 1884, p. 291.

[2] Annotationes anatomicae (Progr. collecta). Prol. XII (1831). Tastsinn und Gemeingefühl, S. 543 f.

irgend einer Gesetzmäßigkeit wenig geeignet sind. Diesen Übelständen wird durch die Anwendung einer Druckwage abgeholfen, bei der die Einrichtung so getroffen ist, daß die Belastung wie Entlastung einer bestimmt begrenzten Hautstelle jedesmal vollkommen momentan erfolgt, und bei der überdies innerhalb einer Viertelstunde immer nur eine bestimmte Hautstelle geprüft wird. Mit Hilfe eines solchen Apparates fanden G. M. STRATTON und ST. KOBYLECKI bei Versuchen nach der Methode der Minimaländerungen an der Volarfläche eines Fingers innerhalb gewisser Grenzen eine sehr große Konstanz der Verhältnisschwelle. Doch ließen sich in dieser Beziehung die Druckgrößen zwischen 50 und 1000 g in etwa drei Gebiete zerlegen, deren erstes von etwa 50 bis 200, das zweite von 200 bis 500 und das dritte von 500 bis 1000 g reichte und bei denen die absolute Unterschiedsschwelle zu-, die relative aber abnahm, so daß sie im ersten Gebiet etwa $^1/_{15}$, im zweiten $^1/_{20}$, im dritten $^1/_{30}$ betrug. Unter 50 g stieg die Schwelle sehr schnell, so daß nicht einmal mehr innerhalb engerer Grenzen eine Konstanz vorhanden war. Zugleich gelten aber alle diese Bestimmungen nur für die Druckzunahme. Für eine Druckabnahme ist die Unterschiedsempfindlichkeit beträchtlich geringer, so daß die Verhältnisschwelle annähernd die doppelte Größe der Zunahmeschwelle erreicht[1].

Wesentlich andere Werte der Unterschiedsempfindlichkeit ergeben sich, wenn die Spannungsempfindungen verglichen werden, welche die bei der Erhebung der Gewichte auf eine bestimmte Höhe eintretende Muskelanstrengung begleiten. So fand schon WEBER, wenn er zwei mit der linken und rechten Hand gleichzeitig gehobene Gewichte verglich, eine Unterschiedsschwelle von $^1/_{15}$—$^1/_{20}$ (gegenüber bloß $^1/_3$ bei Druck), und diese sank auf $^1/_{40}$, wenn die Gewichte sukzessiv mit einer Hand gehoben wurden. Umfangreichere Versuche wurden dann von FECHNER[2] nach der Methode der richtigen und falschen Fälle ausgeführt. Sie ergaben bei mäßiger Belastung eine annähernde Konstanz der Unterschiedsschwelle, wogegen diese bei größeren Gewichten erheblich zunahm. Doch bedingte der Einfluß des Armgewichtes einen konstanten Fehler, dessen Elimination zweifelhaft blieb. Um diesen Fehler zu vermeiden, bediente sich daher MERKEL[3] eines nach dem Prinzip einer Laufgewichtswage konstruierten Apparates, bei welchem die Bewegung des Gewichtes durch Fingerdruck erzeugt wurde[4]. Demnach kamen hier Spannungs- und Druckempfin-

---

[1] G. M. STRATTON, Philos. Stud., Bd. 12, 1896, S. 525. ST. KOBYLECKI, Psychol. Stud., Bd. 1, 1906, S. 219 ff.

[2] FECHNER, Elemente der Psychophysik, Bd. 1, S. 190 ff.

[3] MERKEL, Philos. Stud., Bd. 5, 1889, S. 253 ff.

[4] Ähnliche Vorrichtungen haben schon zuvor für Drucksinnmessungen in patholo-

dungen gleichzeitig zur Wirkung; doch wird man wegen der feineren Unterschiedsempfindlichkeit der ersteren die beobachteten Werte der Unterschiedsschwelle wohl wesentlich auf sie beziehen dürfen. Dabei ergab nun die Methode der Minimaländerungen zwischen den Gewichtsgrenzen 100 und 1000 oder 200 und 2000 g eine fast vollkommene Übereinstimmung mit dem WEBERschen Gesetz, während bei kleineren Gewichten die relative Unterschiedsschwelle größer, bei größeren aber kleiner gefunden wurde. Bei der Anwendung der Methode der mittleren Abstufungen fand sich auch hier das WEBERsche Gesetz nicht bewährt, sondern die geschätzte Reizmitte lag zwischen der arithmetischen und der geometrischen der Grenzreize, näherte sich aber mehr der ersteren.

Die Reizschwelle für Druckgrößen suchten AUBERT und KAMMLER[1] für verschiedene Hautstellen zu ermitteln. Sie fanden dieselbe am kleinsten für Stirn, Schläfen und Dorsalseite der Vorderarme und Hände, = 0,002 g, größer an der Volarseite des Vorderarms, = 0,003, an Nase, Lippen, Kinn und Bauch 0,005, an der Volarfläche der Finger 0,005—0,015, und endlich auf den Fingernägeln und an der Fersenhaut 1 g. Genauere Bestimmungen führte M. VON FREY aus, indem er Haare, deren Länge und Querschnitt zuvor gemessen waren, an die zu prüfenden Hautstellen andrückte und die Druckgröße des zur Erzeugung einer Minimalempfindung zureichenden Haares jedesmal an der Wage ermittelte. Dabei ergab sich, daß die Schwellenwerte innerhalb eines und desselben Hautgebietes sehr beträchtliche Schwankungen zeigen, und daß sie einerseits mit der Verkleinerung der belasteten Fläche, anderseits mit der Abnahme der Belastungsgeschwindigkeit beträchtlich zunehmen[2]. In absolutem Maß schätzt O. WIENER die Druckreizschwelle approximativ auf $^1/_{10000}$ Erg, welche Größe immerhin weit hinter den Schwellenwerten des Gehörssinns, wenn man diese aus den S. 649f. angeführten Werten für Schallreize von kürzester eben empfindbarer Dauer auf etwa $^1/_{10000000}$ Erg anschlägt, und denen des Gesichtssinns mit etwa $^1/_{100000000}$ Arbeitseinheiten (S. 660) zurücksteht, während die Empfindlichkeit unserer feinsten chemischen Wagen derjenigen dieser vollkommeneren Sinne ungefähr gleichkommt[3]. In der obigen Reihe würde dann weiterhin der Geruchs- wahrscheinlich in die Nähe des Gesichts-, der Geschmacks- in die des Drucksinns zu stellen sein (vgl. unten Kap. X, 2).

Die Reizschwelle für Spannungen läßt sich, wenn solche durch

---

gischen Fällen DOHRN (Zeitschr. f. ration. Med., 3. R., Bd. 10, S. 337) und BASTELBERGER (Experimentelle Prüfung der zur Drucksinnmessung angewandten Methoden, 1879) benutzt.

[1] MOLESCHOTTS Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen, Bd. 5, S. 145.

[2] M. VON FREY, Sitzungsber. d. sächs. Ges. der Wiss. zu Leipzig, Math.-phys. Kl., Bd. 46, 1894, S. 185, 283. Bd. 47, 1895, S. 166.

[3] O. WIENER, Die Erweiterung unserer Sinne, 1900, S. 17, 34.

willkürliche Anstrengung der Muskeln herbeigeführt werden, wegen der die Spannungsempfindungen begleitenden und deren Auffassung störenden Willensvorgänge nur unsicher ermitteln. Dagegen tritt hier die Bestimmung der Reizschwelle für passive Bewegungen einigermaßen ergänzend ein. Die in diesem Fall wahrscheinlich in erster Linie von den Druckempfindungen in den Gelenken abhängigen Schwellenwerte ermittelte A. GOLDSCHEIDER[1], indem er unter Fixierung des Körperteils und Freilassung des zu bewegenden Gelenkes durch ziehende Gewichte minimale Bewegungen ausführen ließ, die auf einem rotierenden Zylinder sich selbst registrierten, während Druckempfindungen der Haut möglichst ausgeschlossen waren. Es fand sich so für die empfindlichsten Gelenke (Hand, Schulter, Mittelhand, Ellbogen) bei günstigster Geschwindigkeit eine Reizschwelle von 0,22—0,60°, bei den unempfindlicheren (Hüfte, Knie, Fingerglieder, Fuß) eine solche von 0,50—1,30°. Bei den aktiven Bewegungen scheint diese Schwelle nicht merklich verändert zu werden. In allen Fällen war sie unabhängig von der Ausgangslage.

Wegen der einfachen Meßbarkeit der zur Anwendung kommenden äußern Reize, der Gewichte, haben die Druck- und Spannungsempfindungen das früheste Untersuchungsgebiet für die Ermittlung der Verhältnisse der Empfindungsintensität gebildet. Leider aber sind sie zugleich wegen der verwickelten subjektiven Bedingungen der Reizeinwirkung das ungünstigste. Bedient man sich der Gewichte lediglich als einfacher Druckreize, die auf eine ruhend fixierte Hautstelle einwirken, so ist die Empfindung nicht bloß von der Ausdehnung der Berührungsfläche, sondern auch von der Bewegungsenergie des Gewichtes im Moment der Berührung abhängig. Die Spannungsempfindungen aber sind, wie wir unten (Kap. X, 1) sehen werden, so zusammengesetzt und zugleich mit der Geschwindigkeit der Bewegung und der Lageänderung der bewegten Glieder so sehr zeitlich wie räumlich veränderlich, daß ihre Analyse zu den verwickeltsten Empfindungsproblemen gehört. Durch die Anwendung einer Druckwage, wie sie zuerst von G. M. STRATTON für diese Versuche angewandt wurde, lassen sich jedoch für die reinen Druckreize wenigstens objektiv zureichend konstante Bedingungen herstellen. Die Fig. 160 zeigt diese Druckwage in einer verbesserten Form[2]. Sie besteht aus drei gleicharmigen Hebeln: dem Haupthebel AB und den beiden seitlichen Hebeln CD und EF, die alle auf stählernen Spitzen gelagert und genau äquilibriert sind. Der Haupthebel dreht sich um die horizontale Achse G; die seitlichen Hebel drehen sich um die horizontalen, zueinander parallelen Achsen, H und J. Jede von diesen drei Achsen besteht aus einer nach unten gerichteten Kante eines drei- und gleichseitigen geraden stählernen, mit dem Hebel fest verbundenen Prismas, die auf der Kante eines stählernen Flächenwinkels gelagert ist. Die messingenen Gabeln, welche die Achsenlager umschließen, werden mittels

[1] GOLDSCHEIDER. Archiv für Physiologie, 1889, S. 369 ff., Suppl. S. 141 ff. Ges. Abhandlungen, Bd. 2, 1898, S. 92 ff.
[2] ST. KOBYLECKI, Psychol. Stud., Bd. 1, S. 221 ff.

ihrer Träger K, M, L senkrecht zu der ebenen Tischplatte $MNOP$ so angeschraubt, daß die Achse des Haupthebels mit der Richtung der Achse der beiden seitlichen Hebel einen rechten Winkel bildet. Die Halbierungsflächen aller drei Flächenwinkel, in welchen die Hebelachsen gelagert sind, stehen dann senkrecht zu der Ebene der Tischplatte, also auch senkrecht zu der Horizontalebene, wenn der Tisch mittels der Fußschrauben genau wagerecht

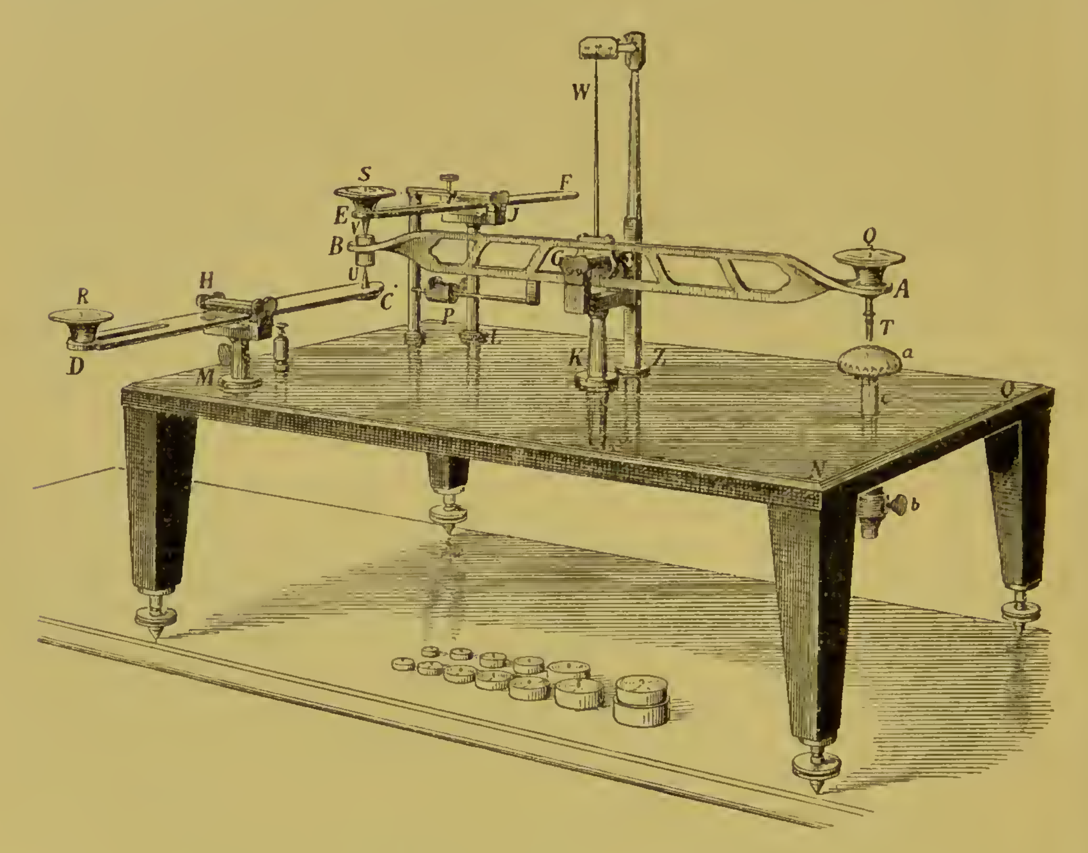
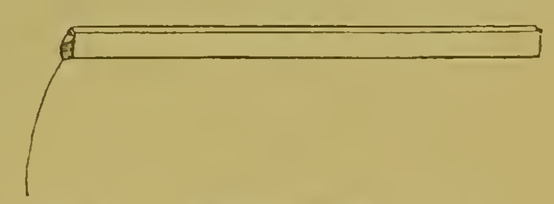


Fig. 160. Druckwage zur Messung der Unterschiedsschwelle.

eingestellt ist. An den Enden A, D, E der drei Hebel befinden sich auf ihrer oberen Seite stählerne Scheiben, Q, R, S, in deren Mittelpunkten scharfe, stählerne Spitzen, genau senkrecht zu den Scheibenebenen befestigt sind. Sie ermöglichen es, Gewichtsstücke genau zentral aufzulegen. Unter der Scheibe Q des Haupthebels befindet sich eine metallene Hülse, in welche man Stifte oder Stäbchen einfaßt, die den Druck des oben aufgelegten Gewichtes der untergeschobenen Hautsteile mitteilen. Die Achsenlinie eines solchen Zylinders T geht genau durch den Mittelpunkt der Scheibe Q, so daß sie mit der Achsenlinie der darauf gelegten Gewichtsstücke zusammenfällt. Der Druck des auf Q gelegten Gewichtes kann mittels des Hebels CD vergrößert, mittels des Hebels EF vermindert werden, um den Gewichtsbetrag, welcher auf die Scheibe R, im zweiten Fall auf die Scheibe S, gelegt wird. Um diese Druckänderungen durch das Hebelsystem auf die gedrückte Hautstelle zu übertragen, dienen stählerne Zapfen, U und V, die von den beiden seitlichen Hebeln getragen werden. Wenn alle drei Hebel genau

horizontal stehen, berühren beide Zapfen das Ende B des Haupthebels in den Mittelpunkten der stählernen Kreisplatten, die von unten und oben an dem Hebelende B befestigt sind. Bei unbelasteten Scheiben, Q, R, S, sollen alle drei Hebel sich von selbst in die Horizontalebene genau einstellen. Dazu muß das ganze Hebelsystem präzis äquilibriert werden. Um die Äquilibrierung, die mittels des Gewichtes P hergestellt wird, kontrollieren zu können, ist an der Achse des Haupthebels ein Zeiger W befestigt, der bei horizontaler Lage des Hebels vertikal gerichtet ist und auf die Null der Skala hinzeigt. Die Skala selbst ist mittels des Trägers Z an die Tischplatte angeschraubt. Die zu prüfende Hautstelle wird nun so unter das Stäbchen T geschoben, daß die Grundfläche des Stäbchenzylinders sich bei horizontaler Lage des Haupthebels möglichst in allen ihren Punkten an die Hautstelle anschließt. Da das Körperorgan, für welches dieser Apparat zunächst bestimmt ist, der Unterarm mit der Hand sein dürfte, so besitzt der Apparat eine besondere Einrichtung, um die Berührung dieser Hautstellen genau zustande zu bringen. Sie besteht aus einem Polsterchen a mit leicht in vertikaler Richtung mittels der Schraube b verschiebbarem Träger c. Die Hand der Versuchsperson wird ruhig auf dem Polster gehalten, welches so eingestellt wird, daß der Haupthebel mit belasteter Scheibe Q genau die Horizontallage einnimmt. Der Apparat kann leicht zwischen den Gewichtsgrenzen 0,5 g und 1000 g angewandt werden, und bei Anwendung des Haupthebels allein und geringen Belastungen gibt der Zeiger einen Belastungsunterschied von 0,001 g noch deutlich an.

Zur Bestimmung der Reizschwelle kann man sich zweckmäßig der von M. von Frey eingeführten Methode der »Reizhaare« bedienen. Man stellt sich eine Skala derselben her, indem man kurze Haarstücke von verschiedener Länge und Dicke an einem als Handhabe dienenden Holzstäbchen festkittet (Fig. 161). Drückt man nun das Haar gegen die eine Wagschale einer feinen Wage, so kann man diesen Druck durch ein auf die andere Wagschale gelegtes Gewicht kompensieren. Der Druck des Haares erreicht aber ein nicht weiter überschreitbares Maximum in dem Moment, wo sich das Haar zu biegen anfängt. Dieser Druck ist also für jedes Reizhaar eine konstante Größe, welche durch das kompensierende Gewicht gemessen wird[1]. Um verschiedene Hautstellen bei gleichem Querschnitt des Reizhaares zu vergleichen, kann man auch ein »Ästhesiometer« anwenden, bei welchem das Reizhaar nach dem Prinzip der verschiebbaren Patentbleistifte durch eine Schraube in einer Hülse verschoben werden kann, während die Länge an einer auf der Hülse angebrachten Millimeterteilung abzulesen ist[2]. Solche Ästhesiometer haben namentlich in der ärztlichen Praxis zur Prüfung abnormer Verhältnisse der Druckempfindlichkeit Eingang gefunden. Für exaktere Versuche ist es


Fig. 161. Reizhaar nach M. von Frey.

[1] M. von Frey, Abhandl. der sächs. Ges. der Wiss., Math.-phys. Kl., Bd. 23. 1896. S. 208.

[2] M. von Frey, a. a. O., S. 214.

aber wegen der nicht ganz sicheren Einstellung eines solchen Instrumentes zweckmäßiger, einen Satz abgestufter Reizhaare von der in Fig. 161 dargestellten Form, der ein für allemal an der Wage geeicht werden kann, zu verwenden.

In der folgenden Übersicht sind zur Veranschaulichung der über die Unterschiedsempfindlichkeit bei Druck- und Spannungsempfindungen gewonnenen Ergebnisse drei Versuchsreihen, je eine nach einer der drei Hauptmethoden, mitgeteilt. Die erste bezieht sich auf reine Druckempfindungen bei Anwendung der oben beschriebenen Druckwage, die zweite auf gemischte Empfindungen, wie sie beim Druck eines Fingers auf einen Gewichtshebel entstehen, die dritte auf Spannungsempfindungen beim Heben von Gewichten. Die letzteren, nach der r- und f-Methode angestellten Versuche sind vornehmlich deshalb von Interesse, weil sie die ersten sind, die FECHNER zu einer eingehenden experimentellen Untersuchung der Methode selbst verwertet hat. Dabei bezeichnet ↑ die aufsteigende, ↓ die absteigende Reihenfolge der Versuche: dort wurde von den kleineren zu den größeren Gewichten übergegangen, hier umgekehrt. Unter ↑ und ↓ steht die Zahl der Fälle r' $\left(= r + \frac{g}{2}\right)$ jeder Versuchsgruppe; die Zahl der Fälle jeder Gruppe war = 1024, die Gesamtsumme = 4096. In der vertikalen Summenreihe sind alle zu einem Gewicht gehörigen r', in der horizontalen alle zu einer Reihenfolge ↑ oder ↓ gehörigen addiert. Die beiden letzten Kolumnen enthalten endlich die relativen Werte von hD, die hier übrigens nicht direkt aus dem Gesamtmittel, sondern aus den Mittelwerten der zu je 64 zusammengefaßten

I. Methode der Minimaländerungen: Druckzunahme (STRATTON)[1].

r	10	25	50	75	100	150	200
Δr	0,77	0,97	1,59	1,99	2,53	3,86	4,60
$\frac{\Delta r}{r}$	0,077	0,039	0,032	0,027	0,025	0,026	0,023

Verhältnisschwelle bei Druckzunahme (s_z) und Druckabnahme (s_a) (KOBYLECKI)[2].

r	100	200	300	400	500	600	800	1000
s_z	0,08	0,05	0,05	0,04	0,04	0,03	0,03	0,03
s_a	0,17	0,09	0,10	0,08	0,07	0,07	0,07	0,06

[1] STRATTON, a. a. O. S. 538.
[2] KOBYLECKI, a. a. O. S. 62.

II. Methode der mittleren Abstufungen: Druck- und Spannungsempfindungen (MEREL)[1].

r_1	r_2	r_m	r_g	r_a	f_g	f_a
1	10	4,689	3,162	5,5	0,483	— 0,157
2	20	9,801	6,325	11	0,550	— 0,109
5	50	21,97	15,81	27,5	0,390	— 0,201
10	100	49,36	31,62	55	0,466	— 0,157
20	200	92,37	63,25	110	0,460	— 0,160
50	500	215,3	158,1	275	0,336	— 0,220
100	1000	430,7	316,2	550	0,362	— 0,217
200	2000	948,3	632,5	1100	0,499	— 0,138
500	5000	2435	1581	2750	0,540	— 0,119

III. Methode der richtigen und falschen Fälle: Gewichtshebung, zweihändige Reihe (FECHNER)[2].

P	$D = 0{,}04\ P$		$D = 0{,}08\ P$		Summe	$h\,D$	
	↑	↓	↑	↓		$D = 0{,}04\ P$	$D = 0{,}08\ P$
300	612	614	714	720	2660	2023	3918
500	586	649	701	707	2643	1965	3705
1000	629	667	747	753	2796	2530	4637
1500	638	683	811	781	2913	2774	5910
2000	661	682	828	798	2969	2966	6034
3000	685	650	839	818	2992	3296	6510
Summe	3811	3945	4640	4577	16973	15554	30724

Gruppen berechnet sind. Die Übereinstimmung mit dem WEBERschen Gesetz ist in Tab. I, abgesehen von den unteren Abweichungen, eine ziemlich gute. Da Versuche bei größeren Gewichten fehlen, so sind obere Abweichungen nicht zu bemerken. In Tab. II, wo wieder r_m die beobachteten, r_g die berechneten geometrischen und r_a die arithmetischen Mittel

[1] MERKEL, Philos. Stud., Bd. 5, 1889, S. 269.
[2] Elemente der Psychophysik, Bd. 1, S. 186, 193.

bedeuten, stimmen auch hier unverkennbar, wie schon die unmittelbaren Zahlen und noch deutlicher die Fehlerbestimmungen f_g und f_a zeigen, die Ergebnisse besser mit dem MERKELschen als mit dem WEBERschen Gesetz überein, während MERKEL selbst das letztere bei sonst gleicher Versuchsanordnung, unter Anwendung der Minimalmethode, abgesehen von den unteren Abweichungen, annähernd bestätigt fand[1]. Tab. III zeigt endlich wieder eine gewisse Übereinstimmung mit dem WEBERschen Gesetz. Sehr befriedigend ist dieselbe allerdings nicht. Aber im Hinblick auf die Fehlerquellen, welche die Hebungsversuche mit sich führen, ist dies um so begreiflicher, als das der Rechnung zugrunde gelegte GAUSSsche Fehlergesetz jedenfalls bei diesen Versuchen nicht zutrifft. In noch höherem Grade gilt das freilich von einigen andern Gewichtsversuchen, die nach der gleichen Methode angestellt worden sind, und bei denen nicht nur die Zahl der Beobachtungen zu klein, sondern auch durch deren Ausdehnung auf viele Personen, eine große Zahl von Gewichten, durch absichtliche Einführung wechselnder Bedingungen der Aufmerksamkeit, Ermüdung usw., allzusehr zersplittert ist.

Die Werte der punktuellen Druckschwelle, die VON FREY mittels der Methode der »Reizhaare« fand, sind sehr beträchtlich. Sie berechneten sich z. B. zu 3 g pro q-mm für eine Stelle, an der sie bei Reizung einer größeren Fläche bloß zu 0,028 g gefunden wurde. Die Größe des ersteren Wertes macht es aber sehr fraglich, ob die dabei angewandte Flächenberechnung zutreffende Resultate ergibt, und es wird daher geraten sein, die Methode auf relative Bestimmungen der Unterschiede der Druckschwellen an verschiedenen Hautstellen oder bei eintretenden Abweichungen der Hautempfindlichkeit zu beschränken. Um die Druckschwelle bei flächenförmiger Reizung zu ermitteln, konstruierte VON FREY eine »Schwellenwage«, bei der die Belastung mit Korkscheiben von verschiedenem Durchmesser geschah, und wo durch die Selbstregistrierung der Bewegung des Belastungshebels auf einem rotierenden Zylinder die Geschwindigkeit der Belastung gemessen werden konnte[2]. Nach dieser Methode ergaben sich bedeutende Unterschiede der Schwelle je nach der Hautstelle, der Belastungsgeschwindigkeit und der Größe der belasteten Fläche. Zugleich zeigten sich große Schwankungen in den einzelnen Versuchen. So fand VON FREY an sich selbst die pro 1 q-mm berechnete Druckschwelle in g:

Volarseite des Handgelenks:	bei 21,2 q-mm	Fläche und	1,7 g	Zunahme in	1 Sek.:	0,236—0,055
	» 3,5 »	»	» 3,0 g	»	» 1 »	0,646—0,028
Daumenballen:	» 3,5 »	»	» 3,0 g	»	» 1 »	0,200—0,045
Fingerbeere:	» 3,5 »	»	» 3,0 g	»	» 1 »	0,170—0,028

Auch hier haben die Zahlen, wie sich schon aus der Komplikation der Einflüsse ergibt, natürlich nur eine relative Bedeutung. Doch zeigt sich im allgemeinen, daß bei gleicher Belastungsgeschwindigkeit die größere Fläche auch

[1] A. a. O. S. 257 ff. Vgl. auch das Versuchsbeispiel in der 4. Auflage dieses Werkes, S. 384.

[2] M. VON FREY, Abhandl. der sächs. Ges. der Wiss., Math.-phys. Kl., Bd. 23, 1896, S. 190.

eines größeren Gewichtes bedarf, und daß bei großer Geschwindigkeit die Schwellenwerte annähernd den Flächen proportional wachsen.

Wie die absolute Reizschwelle, so ist auch die Unterschiedsschwelle der Druckempfindungen, sobald man diese nicht, wie in den oben erwähnten Versuchen, momentan, sondern allmählich sich ändern läßt, von der Geschwindigkeit der Belastungsänderung abhängig. STRATTON bediente sich zu solchen Versuchen eines Apparates, bei dem die Druckänderung nach dem Prinzip der hydrostatischen Wage durch den Wasserausfluß aus einem Gefäß reguliert wurde, in welchem sich ein das Druckgewicht teilweise kompensierender zylindrischer Körper befand[1]. Dabei ergab sich zunächst, ähnlich wie beim Gesichtssinn (S. 668), daß der Wert der Unterschiedsschwelle mit abnehmender Veränderungsgeschwindigkeit zunimmt, und daß, wie dies übrigens auch bei momentanen Druckänderungen beobachtet wird, die Zunahmeschwelle etwas kleiner und weniger variabel ist als die Abnahmeschwelle. Bei relativer Konstanz der Veränderung entsprechen jedoch ebenfalls die bei verschiedenen Belastungen gewonnenen Werte annähernd dem WEBERschen Gesetze[2].

---

[1] STRATTON, Philos. Stud., Bd. 12, 1896, S. 561. Hierher gehörige Versuche wurden zuerst, aber nach einer etwas unsichereren Methode, von HALL und MOTERA ausgeführt (Amer. journ. of Psychology, vol. 1, p. 72), dann von GRIFFING (Psychol. Review, Suppl. 1, 1895, p. 78). E. W. SCRIPTURE (Zeitschr. f. Psychologie, Bd. 6, S. 472) und L. W. STERN (Psychologie der Veränderungsauffassung, 1898) haben das Problem unter allgemeineren Gesichtspunkten erörtert. Vgl. auch oben S. 668 und hinsichtlich der Veränderung von Tonhöhen unten Kap. X, 3.

[2] Vgl. die Tabellen und Kurven bei STRATTON, a. a. O., S. 567 ff.

(Der Schluß des zweiten Abschnitts folgt im zweiten Bande.)

Verzeichnis der Figuren.

Register.

Bearbeitet von Dr. O. Klemm.

I. Sachregister.

II. Namenregister.



Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

